ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 85

1

ЯНВАРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 85

№ 1—12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2000

Учредители:

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

*Издается 12 раз в год*

*Основан в декабре 1916 г.*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Т. В. Егорова,
С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

•

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*),
K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон),
Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург),
Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев),
Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London),
R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg),
L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. К. Румянцева*
Корректоры *Л. М. Бова, Н. И. Журавлева* и *Н. А. Тюрина*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Министерство печати и массовой информации РФ
рег. № 0110163 от 4.02.93
Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 23.12.99. Формат 70×100 $^1/_{16}$. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.6. Уч.-изд. л. 16.9. Тираж 445 экз. Тип. зак. № 508. С 297

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

---

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Коллектив авторов

УДК 582.31 : 001.4

© А. С. Антонов

# О ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИНАХ РАСХОЖДЕНИЯ ВЗГЛЯДОВ ФЕНО- И ГЕНОСИСТЕМАТИКОВ НА ФИЛОГЕНИЮ И СИСТЕМУ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

A. S. ANTONOV. AN ATTEMPT TO EXPLAIN DISCREPANCIES IN THE PHYLOGENIES AND SYSTEMS OF HIGHER PLANTS SUGGESTED BY PHENO- AND GENOSYSTEMATICS

В последнее время ботаники все шире используют методы геносистематики для изучения филогении растений и на этой основе для внесения изменений в их систему. Рассматриваются причины, по которым филогенетические деревья, построенные по молекулярным признакам, часто противоречат взглядам ботаников на эволюционную историю таксонов. Основная причина заключается в том, что молекулярные биологи обычно строят свои деревья на основании изучения эволюции, как правило, всего одного гена из многих тысяч, образующих геном растений. Такой объем выборки явно недостаточен. Вторая важнейшая причина — существенные, порой принципиальные различия в механизмах молекулярной и организменной эволюции, особенно проявляющиеся при анализе таксонов низшего ранга. Обсуждается также влияние ряда других биологических и абиотических факторов, вызывающих появление различий в топологии филогенетических деревьев, построенных методами гено- и феносистематики.

Ключевые слова: систематика, филогенетика, исследования ДНК.

В последнее время ботаники стали все шире применять методы геносистематики, т. е. стали использовать для своих построений результаты исследования не только фенотипов, но и генотипов растений. Достаточно сказать, что на последнем съезде американских ботаников, материалы которого были опубликованы в 1998 г. в Американском ботаническом журнале (American Journal of Botany), в значительной части докладов были использованы результаты сопоставления ДНК. Подробный анализ последних достижений геносистематики содержится в работе А. С. Антонова (1999).

Между тем давно известно, что филогенетические деревья и системы, построенные по результатам изучения ДНК, далеко не всегда совпадают с аналогичными деревьями и системами, предлагаемыми «феносистематиками»[1] (см., например, Dubuisson et al., 1998). Более того, различия наблюдаются даже между деревьями, построенными при изучении эволюции разных генов (Conti et al., 1993; Боброва и др., 1995). Почему же ботаники, как завороженные, все более склоняются к использованию методов геносистематики? Всегда ли они поступают разумно, проводя ревизию исследуемого ими таксона, исходя из самых первых, сугубо предварительных данных геносистематики?

A. Cronquist (1988 : 246—247) писал: «Одним из безусловных преимуществ метода определения последовательностей нуклеиновых кислот является его относительная независимость от более традиционных методов и концепций... Я предвижу два возможных пути его применения. Во-первых, он может помочь выбрать лучшее из соперничающих таксономических построений. Во-вторых, он может подсказать нам решения, которые ранее ускользали от нашего внимания».[2] Cronquist (1988 : 247) отметил и ряд существенных ограничений, присущих этому подходу: «Конечно, следует иметь в виду, что метод определения последовательностей всегда будет лишь дополнительным, а не замещающим по отношению к другим методам таксономии. Кладограммы, построенные по методу максимальной экономии, могут лишь приблизительно отражать эволюцию, идущую по более сложным законам. Всегда будет существовать проблема, как далеко мы вправе экстраполировать такого рода данные. Кладограмма, даже заведомо правильная, не определяет таксономию, а лишь ограничивает количество рассматриваемых ее вариантов. Любая сложная кладограмма может соответствовать более чем одной из числа возможных таксономий». К сожалению, Cronquist совершенно упускает при этом из виду, какая доля генотипа должна быть изучена геносистематиками, чтобы их заключения стали солидной основой для пересмотра воззрений ботаников.

---

[1] Собирательный термин «феносистематика» будет использоваться здесь исключительно для удобства вместо громоздкого определения «разнообразные направления и методы систематики, основанные на анализе фенотипических признаков организмов, включая и эволюционную систематику, и различные варианты кладизма, и другие направления».

Последующее развитие геносистематики показало, что опасения Cronquist были обоснованными. Так, R. Schmid (1998 : 245) приводит в своей рецензии высказывание А. Л. Тахтаджяна о том, что ряд изменений в свою новую систему он внес, учитывая результаты «все возрастающего количества молекулярно-таксономических исследований, в особенности результатов определения последовательностей белков и нуклеиновых кислот»; впрочем, одновременно он заметил, что «результаты этих исследований нередко указывают на взаимосвязи, которые явно не согласуются с другими данными, а иногда просто невероятны...» и что «помимо белого шума в последовательностях ДНК молекулярные признаки также подвержены эволюционной конвергенции, параллелизмам и реверсиям, и поэтому молекулярные методы — это не панацея. Молекулярные данные следует использовать совместно, а не вместо морфологических».

По мнению автора настоящей статьи, первую часть этого высказывания можно отнести лишь к относительно небольшой доле молекулярных данных, и причины этого в каждом конкретном случае должны быть предметом специального изучения. Некоторые из таких факторов — возможных источников ошибок в трактовке молекулярных данных — разбираются нами далее. В основном они касаются таксонов низшего ранга.

Что касается конвергенций, параллелизмов и реверсий, то, поскольку ДНК построена всего из 4 типов нуклеотидов, конвергенции возможны, но они затрагивают лишь отдельные нуклеотиды из многих миллионов, составляющих геном растений. Вероятность конвергентных изменений сколько-нибудь протяженных участков ДНК, как нейтральных, так и влияющих на фенотип организмов и потому подверженных действию отбора, практически близка к нулю. Об этом говорят исследования большого массива информации, хранимой в «банках» генов (Messier, Stewart, 1998). Известны лишь единичные исключения из этого правила, да и то в основном из мира животных. Так, структура фермента лизоцима у одного из лемуров, приспособившегося питаться листьями растений и имеющего поэтому особое строение желудка, напоминающего желудок жвачных, изменила свою первичную структуру и стала больше похожа на лизоцим коров, чем лизоцим других лемуров (Messier, Stewart, 1998). Отметим, что даже в этом случае речь идет о специфической замене всего нескольких аминокислотных остатков в белке. Говорить о широком распространении явлений конвергенции на молекулярном уровне, сравнимых с морфологическим, не приходится (ряд редчайших исключений из этого правила рассматриваются Антоновым (1999)). Именно эти различия и привели к тому, что ботаники так заинтересовались методами геносистематики.

То же справедливо и для явлений параллелизмов в развитии и явлений реверсии. Пользуясь образным сравнением Тахтаджяна, можно утверждать, что протяженные конвергенции, параллелизмы и реверсии в ДНК не более вероятны, чем самопроизвольное разложение «белого шума» на отдельные гармоники и составление их в симфонию.

---

[2] Перевод из иностранных источников здесь и далее мой. — *А. А.*

Усвоив эти важнейшие различия в механизмах эволюции, ботаники с каждым годом все шире используют методы геносистематики на практике, хотя некоторые из них все еще считают геносистематику преходящей модой. В каком-то смысле они правы: сотни ботаников (к счастью или к сожалению, зарубежных), проанализировав, например, эволюционные изменения гена rbcL у интересующих их видов и обнаружив расхождения между молекулярными данными и существовавшими ранее представлениями ботаников, немедленно предлагают радикальные ревизии систем и представлений об эволюционной истории изучаемого таксона. Как тут не вспомнить высказывания о том, что джентльмены должны следовать моде, но всегда чуть-чуть отставать от нее.

Принимая все это во внимание, отметим, что все же оптимизм ботаников имеет серьезные причины и основан на том, что далеко не все закономерности организменной эволюции, сильно затрудняющие филогенетический анализ, столь же характерны для эволюции молекулярной. Эти представления находят поддержку в огромном массиве данных, накопленных при изучении генетических (и молекулярно-генетических) основ явлений конвергенции, параллелизмов и реверсий у самых разных организмов.

Что касается заключительной мысли Тахтаджяна, то геносистематика, конечно же, не панацея, а вот вопрос о том, можно ли в принципе использовать данные геносистематики совместно с морфологическими, это отдельная и сложная проблема. Ее мы обсудим далее.

## Методы геносистематики и их применение в ботанике

### *Выбор объектов исследования*

Выделяя ДНК из растений, геносистематики прибегают к услугам ботаников, проводящих определение видов, либо используют коллекционный или гербарный материал. Ошибки обычно возникают тогда, когда анализируются такие сложные роды, как *Alchemilla*, *Taraxacum*, *Rubus* и т. п., где сами ботаники не выработали еще общепринятых критериев вида. Если при выборе исходного материала для исследований будут допущены небрежности в определении, то виды на построенных кладограммах будут занимать неподобающее место, что вызовет справедливые возражения ботаников.

### ***Биохимические методы***

Сегодня в распоряжении геносистематиков есть молекулярно-биологические методы, позволяющие вести исследования на самых разных уровнях — от отдельных видов вплоть до самых высоких таксономических категорий (Sambrook et al., 1989; Plant molecular biology, 1997).

Молекулярно-биологические методы исследования ДНК, используемые геносистематиками, можно подразделить на несколько групп.

1. Методы, связанные с применением ферментов (эндонуклеаз рестрикции). Их широко использовали для изучения первичных структур хлоропластных и митохондриальных ДНК. Этот метод позволяет определить короткие последовательности нуклеотидов в сопоставляемых ДНК (длина их зависит от природы использованного фермента) и сопоставить разные виды на предмет наличия или отсутствия таких последовательностей. Кроме того, этот метод позволяет выявить крупные структурные перестройки в молекулах хлоропластных и митохондриальных ДНК (делеции, вставки, инверсии, индели), а также составить физическую карту этих макромолекул. Обработанные должным образом, все эти данные могут быть использованы для построения филогенетических деревьев. Далеко не всегда наблюдаемые изменения в структуре ДНК органелл удается связать с адекватными изменениями в фенотипах (особенно в случае инделей), и в этом заключается одна из возможных причин расхождений во взглядах фено- и геносистематиков на филогенез изучаемой группы растений. Гораздо информативнее изменения в структуре ДНК органелл, когда гены переходят из органелл в ядро (и обратно). Как правило, такие изменения характерны для определенных линий эволюционного развития растений.

2. Методы, основанные на использовании коротких нуклеотидных последовательностей со случайным или заранее известным порядком расположения нуклеотидов («зондов» или «праймеров»). Подробное описание их приводится в цитированных выше руководствах. На заключительном этапе работы по этим методам наблюдают весьма специфическое распределение зон радиоактивности (так называемые паттерны). Далее строят матрицу сходства паттернов (по принципу: наличие зоны — 1, отсутствие — 0), а на ее основе — филогенетические деревья.

3. Методы определения нуклеотидной последовательности (= первичной структуры) отдельных генов или иных участков ДНК ядер и органелл.

Этим методом можно установить, какие изменения произошли в анализируемом фрагменте ДНК в ходе эволюции в разных филогенетических линиях развития растений.

Как и при работе любыми другими методами, применение биохимических методов может давать артефакты. Так, например, точность определения нуклеотидных последовательностей разными методами составляет сегодня порядка 99.9 %. Примеры ошибок, допущенных разными авторами при изучении эволюции генов РНК растений, подробно рассматриваются D. Soltis с соавт. (1997). Тщательно выверив все полученные результаты, они обнаружили немало ошибок в определении последовательностей нуклеотидов и пришли к выводу, что эволюция генов рРНК у высших растений сопровождалась гораздо меньшими изменениями в строении их молекул, чем это считалось ранее. Еще одна возможная причина расхождений во взглядах фено- и геносистематиков рассматривается в следующем разделе.

## *Гены и псевдогены*

Как известно, в эволюции геномов растений большое значение имели дупликации генов. В результате количество некоторых генов, кодирующих, например, один и тот же тип РНК, у высших растений может измеряться сотнями. Однородность структур этих генов поддерживается специальными генетическими механизмами (и именно поэтому возможно использование первичных структур рРНК растений для изучения их филогении), но в ходе этих процессов «ректификации» с неизбежностью образуется и некоторое количество дефектных генов, которые обычно не принимают участия в синтезе соответствующих рРНК (или мРНК в случае генов, кодирующих белки). Такие производные генов называются псевдогенами.

При работе «по ускоренному методу» вероятность клонировать, амплифицировать и определить нуклеотидную последовательность псевдогена вместо интересующего исследователя гена относительно невелика, но все же существует. Так как первичная структура псевдогенов накапливает изменения в ходе эволюции гораздо быстрее, чем таковая у генов, то может создаться ложное впечатление о быстрой эволюции изучаемой последовательности у данного вида растений, с соответствующим искажением топологии филогенетического дерева. По этой причине в опытах по изучению эволюции генов рРНК целесообразно использовать в качестве исходного материала не гены, а первичные генопродукты — молекулы РНК, синтезировать на них молекулы комплементарной ДНК и ее анализировать. Именно так поступали при изучении генов растений S. Chaw с соавт. (1997) (см. рисунок на вклейке).

## *Какие гены могут давать более надежную филогенетическую информацию?*

Дуплицируясь в ходе эволюции, гены образуют в ядерной ДНК семейства генов. При этом функции отдельных членов семейства могут становиться несколько отличными от свойств «материнского» гена. Отдельные члены семейства могут экспрессироваться на разных стадиях онтогенеза и в конечном счете начинают кодировать функционально разные белки. Об их принадлежности к одному семейству можно судить только по результатам определения первичной структуры гена или генопродукта.

Если исследователь хочет изучить эволюции гомологичных генов из одного и того же семейства у разных видов растений, то перед ним стоит нелегкая задача. Он прежде всего должен изучить эволюцию данного семейства генов у каждого из изучаемых видов растений и по тем или иным признакам выделить и сравнить именно гомологичные гены. На такую работу мало кто решается, но в последнее время все больше лабораторий ведет исследования в этом направлении.

По этим причинам из ядерных генов излюбленным объектом геносистематиков являются гены, структура которых подвергается периодической унификации (ректификации), например гены рРНК.

Впрочем, в клетках растений имеется генетическая система, ДНК хлоропластов, которая также целиком подвержена процессам ректификации (Palmer, 1986). Именно поэтому подавляющее большинство генов, анализируемых геносистематиками, находится в хлоропластной ДНК.

Хотя пластиды и ядро растительной клетки находятся в тесном генетическом контакте и активно коэволюционируют, не будем все же забывать, что хлоропласты являются автономной генетической системой клеток растений и по объему хранимой генетической информации во много раз уступают ядрам. Вопрос о том, насколько эволюция генов хлоропластной ДНК отражает эволюцию ядерных ДНК (материальной основы их генотипов) у соответствующих видов растений, остается до сих пор нерешенным. Этот факт также может объяснить многие расхождения во взглядах гено- и феносистематиков.

### *Компьютерные методы*

Результаты биохимических экспериментов геносистематики обычно анализируют с помощью компьютеров. Любой компьютерный метод, используемый геносистематиками, основан на той или иной гипотезе относительно механизма молекулярной эволюции, и в этом заключается его слабое место. Так, в основу кластерных методов анализа (например, метода UPGMA) положена так называемая «гипотеза молекулярных часов», согласно которой скорость накопления изменений в структуре ДНК во всех филогенетических линиях развития была одинаковой. Поскольку закономерности молекулярной эволюции по своей сложности нисколько не уступают закономерностям эволюции организмов, это, конечно, является грубым упрощением, приводящим к искажениям в топологии филогенетических деревьев, призванных отражать эволюцию изучаемого участка ДНК в пределах анализируемой группы организмов. Именно поэтому усилия многих ученых были направлены на разработку методов, лишенных этого недостатка. Тем не менее и сегодня все еще не существует метода, позволяющего построить «идеальное» филогенетическое дерево изучаемого гена или другого фрагмента ДНК, достоверно отражающее его эволюционную историю. По этой причине геносистематики обычно используют параллельно несколько методов и далее ищут сходства в топологии деревьев, построенных с их помощью.

Чаще всего сегодня для этой цели используются метод максимальной экономии (MP), метод ближайших соседей (NJ), метод максимального подобия (ML) и ряд других, позволяющих в той или иной мере учесть возможные отклонения от равномерного хода молекулярной эволюции, постулируемого гипотезой молекулярных часов, и уменьшить неблагоприятное влияние недостатка наших знаний о механизмах молекулярной эволюции.

При работе любым из перечисленных выше методов первостепенное значение имеет правильная подготовка исходных данных, так называемое выравнивание анализируемых последовательностей нуклеотидов. По сути своей выравнивание представляет собой установление гомологичных номеров остатков (нуклеотидов) в сравниваемых последовательностях макромолекул. Поскольку из-за инделей они нередко различаются по длине, это нетривиальная задача. Если выравнивание выполнено неверно, то искажения в топологии построенного на его основе дерева неизбежны, а отсюда и расхождения с представлениями феносистематиков. Между тем процедура выравнивания отнюдь не проста, особенно при сопоставлении структур генов (или иных участков ДНК) у давно дивергировавших видов растений. Примером могут быть филогенетические деревья, построенные геносистематиками, изучавшими эволюцию бриофитов. Здесь на помощь могут прийти иные методы геносистематики, например основанные на анализе наличия или отсутствия специфических инделей или же последовательностей интронов у представителей анализируемых таксонов (Qiu et al., 1998).

Следует также учитывать, что на топологии деревьев, построенных тем или иным методом, сказывается объем выборок изученных видов растений. Если один из таксонов представлен 1—2 видами, а другой — несколькими десятками видов, то это, как показали опыты, неизбежно исказит топологию дерева.

## Особенности процессов эволюции на уровне молекул и организмов как возможные причины расхождений во взглядах фено- и геносистематиков

Как известно, основной движущей силой эволюции на уровне организмов является естественный отбор. Он действует всегда, поскольку всегда в популяциях имеются мутантные формы, более или менее приспособленные к условиям окружающей среды. Первые обычно подхватываются отбором, а вторые со временем элиминируются. Чаще всего мутации, небезразличные для отбора, происходят в генах, кодирующих семантиды (белки и РНК), а также в контролирующих их экспрессию элементах геномов. Эти гены составляют лишь малую часть всей ДНК растений. Мутации в остальной части ДНК, как правило, не имеют видимого проявления в фенотипах. Будем считать, опираясь на имеющиеся данные, что вклад таких мутаций (если он все же существует) в создание материала для отбора существенно меньше, чем мутаций в генах белков или РНК. К тому же далеко не все изменения нуклеотидных последовательностей генов проявляются в фенотипе, так как генетический код вырожден и некоторые замены нуклеотидов не вызывают изменений в аминокислотных последовательностях белков. Все это создает предпосылки для расхождения между филогенетическими деревьями, построенными по результатам сопоставления отдельных генов и фенотипов особенно в случае низших таксонов.

Действительно, когда геносистематик строит, например, филогенетическое дерево какого-нибудь рода высших растений, он, как правило, принимает во внимание все изменения, которые ему удается обнаружить в структуре сопоставляемых участков ДНК, вне зависимости от того, проявляются ли они в фенотипе организмов и соответственно попадают ли под действие отбора (как правило, он этого просто не знает). Таким образом, в анализ включается большое количество «молчащих» замен. Случайный характер таких изменений может приводить к непредсказуемым искажениям (впрочем, для молекулярной филогенетики они таковыми не будут, там они считаются нормой) в топологии филогенетических деревьев, которые строятся на основе таких данных. Неудивительно, что такие деревья будут существенно отличаться по топологии от деревьев, построенных на основании изучения фенотипов, когда учитываются лишь фиксированные отбором или произошедшие в результате дрейфа генов изменения в генотипах. В этом, как мне представляется, заключается одна из важнейших предпосылок различий в филогенетических схемах гено- и феносистематиков.

Отметим, что после завершения «эры» гибридизации ДНК все построения геносистематиков сегодня, как правило, основаны на сопоставлении структур единичных генов или других участков ДНК (в лучшем случае, не более десятка генов из тысяч, образующих генотип растение), т. е. репрезентативность выборки оставляет желать лучшего. Впрочем, как это неудивительно, в топологии деревьев, построенных на основании изучения структур разных генов, все же обнаруживается много общих черт. Противоречия между ними отнюдь не превышают различий в филогенетических деревьях, предлагаемых классиками феносистематики. Это может говорить о том, что гены, образующие геном растений, накапливают изменения в какой-то мере синхронно. Выраженность таких эволюционных изменений в структурах генов ни в коем случае нельзя преувеличивать (как и роль гипотезы «молекулярных часов»), и как ни стараются геносистематики свести воедино все свои данные, разночтения все-таки остаются. Наиболее ярким примером может служить продолжающаяся уже не один год дискуссия среди геносистематиков относительно родственных связей гнетовых и покрытосеменных растений. Подавляющее большинство результатов, полученных геносистематиками, говорит о том, что гнетовые не ближе к покрытосеменным, чем любая другая группа голосеменных (Hori et al., 1985; Troitsky et al., 1991; Shi et al., 1994; Goremykin et al., 1996; Chaw et al., 1997; Kallersjo et al., 1998), однако другая группа геносистематиков и практически все ботаники (см. обзоры: Doyle, 1998; Crepet, 1998) продолжают настаивать на том, что из голосеменных гнетовые ближе всех к покрытосеменным растениям. Вероятно, указанные противоречия происходят из-за того, что эти две группы исследователей изучали эволюцию разных генов, а каждый ген имеет свою эволюционную историю, в ходе которой изменения его первичной структуры могли идти с разной скоростью. Иными словами, сегодня мы можем уже предполагать, что на молекулярном уровне отмечается феномен молекулярной гетеробатмии признаков.

Другим важным фактором, могущим вызвать расхождения во взглядах гено- и феносистематиков, является исключительное многообразие механизмов видообразования у растений, а также возможность влияния целого ряда факторов внешней среды на его скорость. Представим себе, что некое растение попало в новое местообитание, например на остров, условия жизни на котором (климат, отсутствие конкурентов и т. п.) способствуют началу активного видообразования. Экспериментальное изучение таких систем показало, что в этом случае скорость морфологической эволюции существенно опережает скорость эволюции молекулярной. Ботаник легко различает возникшие в этих условиях виды, которые он нередко выделяет в новый род, а геносистематик с трудом обнаруживает (если ему это вообще удается) различия в ДНК у таких растений. Вполне вероятно, что в этом случае мы будем иметь выраженные различия в топологии деревьев, построенных по молекулярным данным и на основе классических методов. Точно так же в условиях стабилизирующего отбора фенотипы могут изменяться медленнее генотипов, и тому есть прямые экспериментальные доказательства.

Другой пример — это растения, которые сменили перекрестное опыление на самоопыление или же, например, на разные формы апомиксиса (роды *Taraxacum*, *Rubus*, *Alchemilla* и т. п.). Такие изменения в способе размножения растений могут приводить к изменениям темпа накопления изменений в ДНК в ходе эволюции; и в результате по глубине генетической дивергенции один род может существенно превышать другой, а уровень фенотипического сходства и в том, и в другом случае может оставаться на уровне, типичном для «хорошего» рода.

Целесообразно также исследовать у растений влияние полиплоидизации геномов, происходящей с дальнейшим сбросом «лишней» ДНК, на процессы молекулярной эволюции. По ряду косвенных данных, полученных при применении метода гибридизации ДНК, в полиплоидном геноме темпы эволюции ДНК существенно увеличиваются (Вальехо-Роман и др., 1979). Здесь также могут скрываться потенциальные источники различий в построениях гено- и феносистематиков.

Из сказанного выше может сложиться впечатление о полной непригодности методов геносистематики для изучения эволюционной истории и построения систем растений. На самом деле это, конечно, не так. Например, в полной мере оправдывается одно из предположений Cronquist (1988), что геносистематика позволяет достаточно уверенно сделать выбор из нескольких предлагаемых феносистематиками схем филогенеза. Так, уже сегодня можно с уверенностью сказать, что высказанная недавно гипотеза о происхождении однодольных растений непосредственно от протокормных плаунов (Курбатский, 1992) противоречит абсолютно всем молекулярным данным и поэтому крайне маловероятна. В иных случаях ситуация сложнее. Так, системы некоторых семейств двудольных (например, зонтичных) не пересматривались многие десятилетия и при этом вполне удовлетворяли ботаников. Стоило, однако, проанализировать важнейшие роды из этого семейства методами молекулярной биологии, как вскрылось вопиющее несоответствие между общепринятыми системами, с одной стороны, и молекулярными данными (Valiejo-Roman et al., 1998) — с другой. Это как раз тот случай, когда, исходя из молекулярных данных, феносистематикам следует задуматься, тот ли набор диагностических признаков используют они при выделении родов и триб зонтичных.

Можно было бы еще очень долго приводить примеры, говорящие о том, что всегда существует опасность (которую невозможно предвидеть!) принять данные геносистематики за чистую монету и начать на их основе ревизию представлений о путях филогенеза растений и принципов построения их систем. На самом деле это порочный путь; и здесь надо различать, ревизию таксона какого ранга и на основании каких данных предполагается произвести. Если изучена эволюция какого-либо одного участка ДНК в пределах рода или семейства и на этом основании предлагается их ревизия, то это неверный подход. Топология дерева, построенного на основании изучения всего одного гена, должна быть обязательно проверена с использованием 2—3 независимых зондов, все результаты сопоставлены, и только на этой основе могут быть даны рекомендации феносистематикам. Так делается далеко не всегда, и в этом заключается одна из причин расхождений в построениях гено- и феносистематиков. Что касается высших таксонов, то их эволюционная история с самого начала исследуется путем анализа эволюции разных генов — ядерных, хлоропластных и митохондриальных. Видимо, поэтому здесь наблюдается гораздо меньше расхождений построений геносистематиков с представлениями ботаников, но ряд из них имеет принципиальное значение. Так, сегодня могут считаться твердо установленными полифилетическое происхождение бриофитов, монофилия голо- и покрытосеменных, несовершенство системы покрытосеменных (по данным геносистематики, двудольные парафилетичны, см. рисунок). Хотя о парафилии двудольных говорят результаты многих независимых экспериментов, геносистематикам вряд ли удастся убедить ботаников отказаться от привычных (и фенотипически обоснованных) представлений, согласно которым все покрытосеменные делятся на однодольные и двудольные. По молекулярным данным выходит, что это искусственное подразделение.

Нам остается признать относительную независимость филогенетических схем и систем, построенных на основании исследований генотипов и фенотипов, поскольку теснота связи генотип—фенотип отнюдь не абсолютна. По этой причине исследователь, желающий построить филограмму или систему растений, в равной мере отвечающую представлениям как фено-, так и геносистематиков, всегда будет находиться в положении Буриданова осла. Стоит ему, однако, понять, что речь идет о систематизации результатов, полученных при изучении совсем разных объектов исследования (фенотипа и генотипа), как предмет для споров исчезает и все проясняется. Геносистематика и феносистематика есть две равнозначные (но в разной степени разработанные) части систематики в широком смысле этого слова, но попытки объединить их в единое целое успеха иметь не могут. Тем не менее обе науки могут служить для проверки выдвигаемых в их рамках гипотез об эволюционной истории растений и отбрасывать те из них, которые явно противоречат данным, полученным с использованием другого подхода.

Автор признателен В. В. Алешину (МГУ) за ценные замечания, сделанные им при знакомстве с рукописью данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-15-97970 для ведущих научных школ России).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Антонов А. С.* Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы наземных растений? // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60. № 5. С. 745—776.

*Боброва В. К., Горемыкин В. В., Троицкий А. В. и др.* Молекулярно-биологические исследования происхождения покрытосеменных растений // Журн. общей биологии. 1995. Т. 56. № 6. С. 645—661.

*Вальехо-Роман К. М., Антонов А. С., Пименов М. Г.* Гомологии в ДНК у некоторых видов из подсемейства *Apioidea* // ДАН СССР. 1979. Т. 245. С. 1021—1025.

*Курбатский В. И.* Происхождение покрытосеменных (новые взгляды на решение проблемы). Томск, 1992. 183 с.

*Chaw S. M., Zharkikh A., Sung H.-M. et al.* Molecular phylogeny of gymnosperms and seed plant evolution: analysis of 18S rRNA sequences // Molec. Biol. Evol. 1997. Vol. 14. N 1. P. 56—68.

*Conti E., Fishbach A., Sytsma K.* Tribal relationships in *Onagraceae*: implications from rbcL sequence data // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 4. P. 672—685.

*Crepet W. L.* The abominable mystery // Science. 1998. Vol. 282. N 5394. P. 1653—1854.

*Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. New York, 1988. 555 p.

*Doyle J. A.* Molecules, morphology, fossils and the relationship of angiosperms and *Gnetales* // Mol. Phylogenet. Evol. 1998. Vol. 9. P. 448—462.

*Dubuisson J.-V., Hebant-Mauri R., Gatlier J.* Molecules and morphology: conflicts and congruence in *Trichomannes* (*Hymenophyllaceae*) // Mol. Phylogenet. Evol. 1998. Vol. 9. N 3. P. 390—397.

*Goremykin V., Bobrova V., Pahnke J. et al.* Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to rbcL data do not support Gnetalean affinities of angiosperms // Mol. Biol. Evol. 1996. Vol. 13. N 2. P. 383—396.

*Hori H., Lim B. L., Osawa S.* Evolution of green plants as deduced from 5S rRNA sequences // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1985. Vol. 82. P. 820—832.

*Kallersjo M., Farris J. S., Chase M. W. et al.* Simultaneous parsimony jacknife analysis of 2538 rbcL DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants and flowering plants // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 213. N 3-4. P. 259—287.

*Messier W., Stewart C.-B.* Episodic adaptive evolution of primate lysozymes // Nature. 1998. Vol. 385. N 6612. P. 151—154.

*Palmer J.* Chloroplast DNA and phylogenetic relationships // DNA Systematics. Plants / Ed. by S. K. Dutta. Boka Raton, Florida, USA, 1986. Vol. 2. P. 63—80.

*Plant* molecular biology. A laboratory manual / Ed. by M. S. Clark. Berlin; Heidelberg; New York, 1997. 673 p.

*Qiu Y. L., Cho Y., Cox C. et al.* The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earlist land plants // Nature. 1998. Vol. 394. N 6694. P. 671—674.

*Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T.* Molecular cloning. A laboratory manual. 2nd ed. Cold Spring Harbor Lab. Press. 1989. Vol. 1, 2, 3.

*Schmid R.* Armen Takhtajan latest system of angiosperm classification // Taxon. 1998. Vol. 47. N 1. P. 245—248.

*Shi S. H., Qu L. H., Xi B. Q., Chang H. T.* Sequencing and comparative analyses of the large-subunit ribosomal RNA 5′ terminal region for four species of gymnosperms and their phylogenetic significance // Cathaya. 1994. Vol. 6. P. 35—42.

*Soltis D. E., Soltis P. S., Nickrent D. L. et al.* Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal RNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1997. Vol. 84. N 1. P. 1—49.

*Troitsky A. V., Melekhovets Y. F., Rakhimova G. M. et al.* Angiosperm origin and early stages of seed plant evolution deduced from rRNA sequence comparison // J. Mol. Evol. 1991. Vol. 32. N 3. P. 255—261.

*Valiejo-Roman K. M., Pimenov M. G., Terentieva E. I. et al.* Molecular systematics of the *Umbelliferae*: using nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Bot. J. (St. Petersburg). 1998. Vol. 83. N 7. C. 1—22.

НИИ физико-химической биологии
Московского государственного университета
E-mail: tran@bioevol.genebee.msu.su

Получено 13 I 1999

## SUMMARY

Discrepancies in phylogenetic trees and systems constructed based on data obtained in the studies of phenotypes and genotypes seem to be inevitable. First, even now we do not know exactly how tightly genotypes are interrelated with phenotypes, and how variable is the degree of their interconnection. Second, the mechanisms of molecular and phenotype evolution differ greatly. Hence, one may suggest that constructions suggested by geno- and phenosystematicists will always be at least partially incongruent. Elaboration of a system of higher plants and the construction of phylogenetic trees based on molecular and phenotypic data is probably impossible.

УДК 581.4 : 582.739

© З. В. Акулова, Т. В. Кузнецова, Д. Д. Соколов

# О СТРОЕНИИ СОЦВЕТИЙ В РОДЕ *ANTHYLLIS* (*PAPILIONACEAE, LOTEAE*)

Z. V.AKULOVA, T. V. KUZNETSOVA, D. D. SOKOLOFF. ON THE STRUCTURE OF INFLORESCENCES IN THE GENUS *ANTHYLLIS* (*PAPILIONACEAE, LOTEAE*)

Изучены особенности цветорасположения у всех 23 видов рода *Anthyllis*, а также для сравнения у представителей всех других родов трибы *Loteae*. Выявлены таксономически значимые признаки для подродов *Anthyllis*, а также секций в подроде *Barba-Jovis*.

Ключевые слова: соцветие, цветорасположение, цветонос, *Anthyllis*.

Особенности цветорасположения традиционно используются в систематике трибы *Loteae* сем. *Papilionaceae*, причем они оказываются важными как при разграничении видов, родов и внутриродовых подразделений (Polhill, 1981; Акулова, 1985; Lassen, 1989; Тихомиров, Соколов, 1996; Kramina, Sokoloff, 1997), так и при решении вопроса об объеме самой трибы (Lassen, 1989; Tikhomirov, Sokoloff, 1996, 1997). В то же время специальных работ по морфологии соцветий *Loteae*, насколько нам известно, выполнено не было. Мы выбрали для исследования род *Anthyllis* — язвенник, поскольку по разнообразию вариантов цветорасположения он занимает исключительно место в трибе *Loteae*. *Anthyllis* — третий по величине род трибы, он содержит 23 вида, распространенных почти по всей Европе, в Восточной и Северной Африке (включая Мадейру), в Западной Азии, в том числе на Кавказе, и в Гималаях; наибольшее число видов сосредоточено в Западном Средиземноморье (Соколов, 1998).

В работе принята следующая система рода *Anthyllis* (Тихомиров, Соколов, 1996; Соколов, 1998).

*Anthyllis* L.

Subgen. *Barba-Jovis* V. Tichom. et D. D. Sokoloff

Sect. *Dorycnioides* DC. emend. V. Tichom. et D. D. Sokoloff

*A. aegaea* Turrill, *A. barba-jovis* L., *A. aurea* Host, *A. ramburei* Boiss., *A. rupestris* Cosson, *A. polycephala* Desf., *A. podocephala* Boiss., *A. plumosa* Cullen ex Domínguez, *A. tejedensis* Boiss., *A. warnieri* Emberger, *A. onobrychioides* Cav.

Sect. *Aspalathoides* DC.

*A. hermanniae* L., *A. hystrix* (Willk. ex Barc.) Cardona, Contandriopoulos et Sierra.

Sect. *Sericeae* V. Tichom. et D. D. Sokoloff

*A. lagascana* Benedí, *A. henoniana* Cosson

Sect. *Oreanthyllis* Griseb.

*A. montana* L.

Subgen. *Cornicina* (DC.) Akulova ex V. Tichom. et D. D. Sokoloff

*A. lotoides* L., *A. hamosa* Desf., *A. cornicina* L.

Subgen. *Terniflora* V. Tichom. et D. D. Sokoloff

*A. cytisoides* L., *A. terniflora* (Lag.) Pau

*A. lemanniana* R. T. Lowe, *A. vulneraria* L.

Основная цель работы состояла в более подробном морфологическом изучении особенностей цветорасположения, которые используют при выделении подродов и секций в пределах рода *Anthyllis*. Мы стремились также выявить новые таксономически значимые признаки, связанные со строением соцветий.

## Материал и методика

Результаты работы основаны на изучении гербарных коллекций, собственных сборов авторов и живых растений в природе и культуре. По материалам гербариев E, K, KPABG, LE, LECB, MHA, MW, P, PCU и YALT изучены особенности цветорасположения у всех видов рода *Anthyllis*, а также для сравнения у представителей всех других родов *Loteae* (с привлечением коллекций гербариев A, CAS, DS, GH, LL, TEX, US). Некоторые виды *Anthyllis*, *Lotus*, *Dorycnium*, *Coronilla*, *Securigera*, *Hippocrepis*, *Scorpiurus*, *Tripodion* и *Tetragonolobus* изучены в природе (в Европейской России, на Кавказе, в Испании) или выращены в Ботаническом саду Московского государственного университета (МГУ) и на опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в Отрадном. Собранные или выращенные авторами растения фиксировали в 70°-ном спирте или засушивали в виде гербарных образцов.

## Результаты

Соцветия язвенников характеризуются наиболее распространенным в сем. *Papilionaceae* общим планом строения. Флоральная единица у всех видов *Anthyllis*, как и у множества других мотыльковых, представляет собой двойную кисть.[1] Ниже флоральной единицы на цветоносном побеге у многих видов, особенно у *A. vulneraria* s. l., могут развиваться паракладии (рис. 1, *3*). Число паракладиев и число порядков их ветвления у видов *Anthyllis*, как и у других растений, являются наиболее изменчивыми параметрами структуры соцветия и сильно зависят от условий произрастания (Troll, 1964; Кузнецова, 1998), а поэтому в качестве таксономических признаков их использовать трудно.

Флоральные единицы видов *Anthyllis* можно разделить на 2 типа, различия между которыми связаны с характером расположения составляющих флоральную единицу элементарных соцветий — простых открытых кистей. Во флоральных единицах 1-го типа, которые характерны для *A. aurea* и *A. barba-jovis* (рис. 1, *1*), главная ось заканчивается верхушечным элементарным соцветием.[2] Такие растения следует считать двухосными (Серебряков, 1952). Во флоральных единицах 2-го типа, которые отмечены у остальных видов рода, главная ось прекращает рост, не переходя к формированию верхушечного элементарного соцветия (рис. 1, *3*). Такие растения следует считать трехосными.

В пределах рода *Anthyllis* можно выстроить следующий морфологический ряд, отражающий различия в структуре кроющих листьев элементарных соцветий.

1. Кроющий лист нижнего во флоральной единице элементарного соцветия перистосложный, не имеет качественных отличий от расположенных ниже

---

[1] Целесообразность использования термина «флоральная единица» показана в работе Т. В. Кузнецовой (1991). Отметим также, что из-за отсутствия другого подходящего термина мы используем здесь понятие «кисть» в широком смысле, понимая под ним не только собственно кисти, но также головки, зонтики и колосья.

[2] Эту флоральную единицу, строго говоря, можно было бы назвать плейохазием из кистей. По нашему мнению, в таких случаях удобнее говорить о закрытой кисти, а не о плейохазии (см.: Кузнецова и др., 1992).

него листьев главной оси (*A. aegaea*, *A. tejedensis*, *A. warnieri*, *A. cornicina*, *A. hamosa*, *A. lotoides*).

2. Кроющие листья всех элементарных соцветий пальчатосложные, а расположенные ниже них листья главной оси — перистосложные (*A. onobrychioides*, *A. rupestris*, *A. polycephala*, *A. podocephala*). Различия между вариантами 1 и 2 не имеют большого таксономического значения. У *A. barba-jovis*, *A. aurea*, *A. ramburei* и *A. plumosa* мы наблюдали оба варианта. Виды секций *Aspalathoides* и *Sericeae* трудно отнести к одному из двух вариантов: у этих растений все листья сложные, но число листочков невелико.
3. Кроющие листья элементарных соцветий простые, пальчатолопастные, а расположенные ниже них листья главной оси — сложные (*A. montana*, *A. vulneraria*, *A. lemanniana*). Этот вариант четко очерчен, а его признаки важны при обособлении подрода *Anthyllis* и секции *Oreanthyllis*.

В ряду 1—2—3 можно наблюдать увеличение целостности флоральной единицы. Помимо возрастающих структурных различий между кроющими листьями элементарных соцветий и прочими листьями на главном побеге можно отметить относительное увеличение длины главного междоузлия (междоузлия на главной оси, которое непосредственно предшествует флоральной единице), а также уменьшение длин междоузлий в пределах флоральной единицы. У видов группы 3 главное междоузлие — обычно самое длинное междоузлие на монокарпическом побеге. Если исходить из концепции псевдоциклов в эволюции соцветий (Кузнецова, 1998), соцветия видов

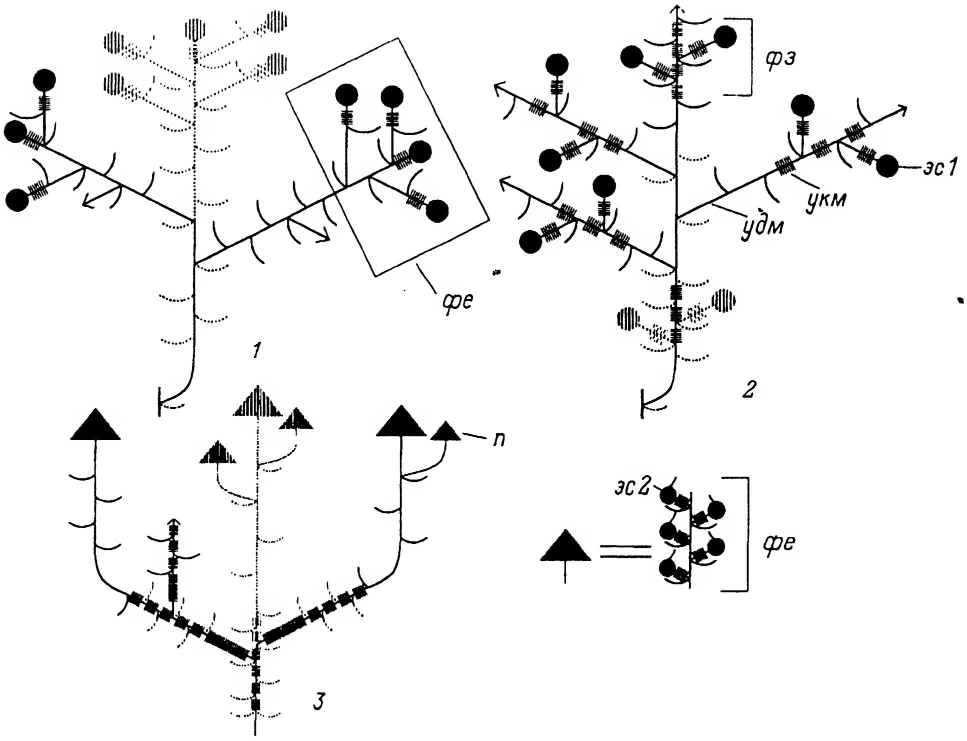


Рис. 1. Важнейшие типы цветорасположения и нарастания побегов в трибе *Loteae*.

*1* — схема двухлетней системы побегов *Anthyllis barba-jovis* (двухосное растение с симподиальным нарастанием побегов); *2* — схема двухлетней системы побегов *Cytisopsis pseudocytisus* (трехосное растение с моноподиальным нарастанием побегов); *3* — схема системы побегов трехлетнего растения *Anthyllis vulneraria* s.l., один из вариантов (трехосное растение с симподиальным нарастанием побегов); в нижней части схемы показаны семядоли. *п* — паракладий, *удм* — удлиненное междоузлие, *укм* — укороченное междоузлие, *фе* — флоральная единица, *фз* — флоральная зона, *эс1* — элементарное соцветие—головка, *эс2* — элементарное соцветие—головка с зеленым листом (см. рис. 2, *7*). Отмершие части показаны пунктиром.

группы 3 являются более специализированными, чем соцветия видов первой и второй групп.

4. Кроющие листья верхних элементарных соцветий простые, цельные и цельнокрайные, а остальные листья на главной оси состоят из 1—3(4) снабженных при основании сочленениями листочков (*A. terniflora*, *A. cytisoides*). Простые листья *A. cytisoides* отличаются от состоящих из одного листочка сложных листьев не только отсутствием сочленения, но и пластинкой с несколькими, а не единственной главными жилками.

По степени удлиненности междоузлий элементарные соцветия язвенников можно разделить на 2 типа. **Кисти в узком смысле**[3] характерны только для *A. cytisoides* и *A. terniflora* (рис. 2, *8*). Нижние междоузлия на оси элементарного соцветия в этом случае удлиненные. **Головки** отмечены у всех остальных видов *Anthyllis* (и у всех остальных представителей трибы *Loteae*); все междоузлия на оси головки укороченные (рис. 2, *1—7*). Мы придаем этому признаку большое значение, поскольку элементарные соцветия в виде кистей широко распространены среди представителей соседних в системе мотыльковых триб — *Galegeae* и *Hedysareae*. Виды с элементарными соцветиями—кистями целесообразно выделить в особый подрод *Terniflora* (Тихомиров, Соколов, 1998).

Кисти *A. cytisoides* и *A. terniflora* состоят из (4)6(8) цветков. Число цветков в головках варьирует в широких пределах — от 30 и более у *A. vulneraria* до 1 в некоторых соцветиях *A. hystrix* и *A. hermanniae*. 1-цветковые головки мы называем головками, а не кистями, поскольку нередко в составе одной флоральной единицы можно наблюдать как 3- и 2-цветковые головки, так и 1-цветковые элементарные соцветия.

В пределах трибы *Loteae*, как и во многих других группах мотыльковых, выявлена корреляция между строением прицветников (кроющих листьев цветков) и строением прилистников прочих листьев (Polhill, 1981; Kramina, Sokoloff, 1997). У язвенников с заметными прилистниками, а это большая часть видов рода, прилистники и прицветники похожи друг на друга и представлены небольшими (менее 1 мм дл.) более или менее шаровидными или несколько оттянутыми на верхушке темными железками. Иногда удается наблюдать полиморфизм в строении прицветников, например у *A. onobrychioides*, где в одной и той же головке могут присутствовать цельные, двухлопастные и трехлопастные прицветники. У *A. terniflora* в пределах одной кисти нередко одни прицветники цельные, а другие представлены парами свободных прилистников. Цельные и двураздельные прицветники мы наблюдали и у *A. lemanniana*. Таким образом, обычно в образовании прицветников участвуют в основном прилистники; изредка заметен и сильно редуцированный остаток пластинки. У *A. barba-jovis*, *A. aegaea*, *A. henoniana*, *A. lagascana* и *A. montana* все листья лишены заметных прилистников. Первые 2 вида, подобно другим язвенникам, имеют прицветники в виде темных железок. У *A. montana* прицветники представлены линейными, пленчатыми, прозрачными, только в верхней части нередко темными чешуйками, несущими иногда на верхушке пучок волосков. Наконец, у *A. henoniana* и *A. lagascana* заметные кроющие листья цветков отсутсвуют.

Прицветники и цветки расположены в элементарном соцветии по густой спирали,[4] в то время как остальные листья у всех видов, кроме *A. terniflora*, *A. cytisoides* и отчасти *A. aurea*, расположены двурядно. Иное листорасположение в пределах элементарного соцветия говорит о значительной целостности этой структуры. Изменение характера листорасположения при переходе к элементарному соцветию отмечено у многих мотыльковых (Яковлев, 1991).

Прицветнички (предлистья на цветоножках) нам удалось наблюдать только на одном растении *A. rupestris* (Spain, Sierra de La Sagra, 10 VII 1953, J. Borja, s. n. —

---

[3] См. примеч. 1.

[4] Если головки малоцветковые, то цветки даже кажутся часто расположенными в одной мутовке (см. также: Velenovský, 1910).

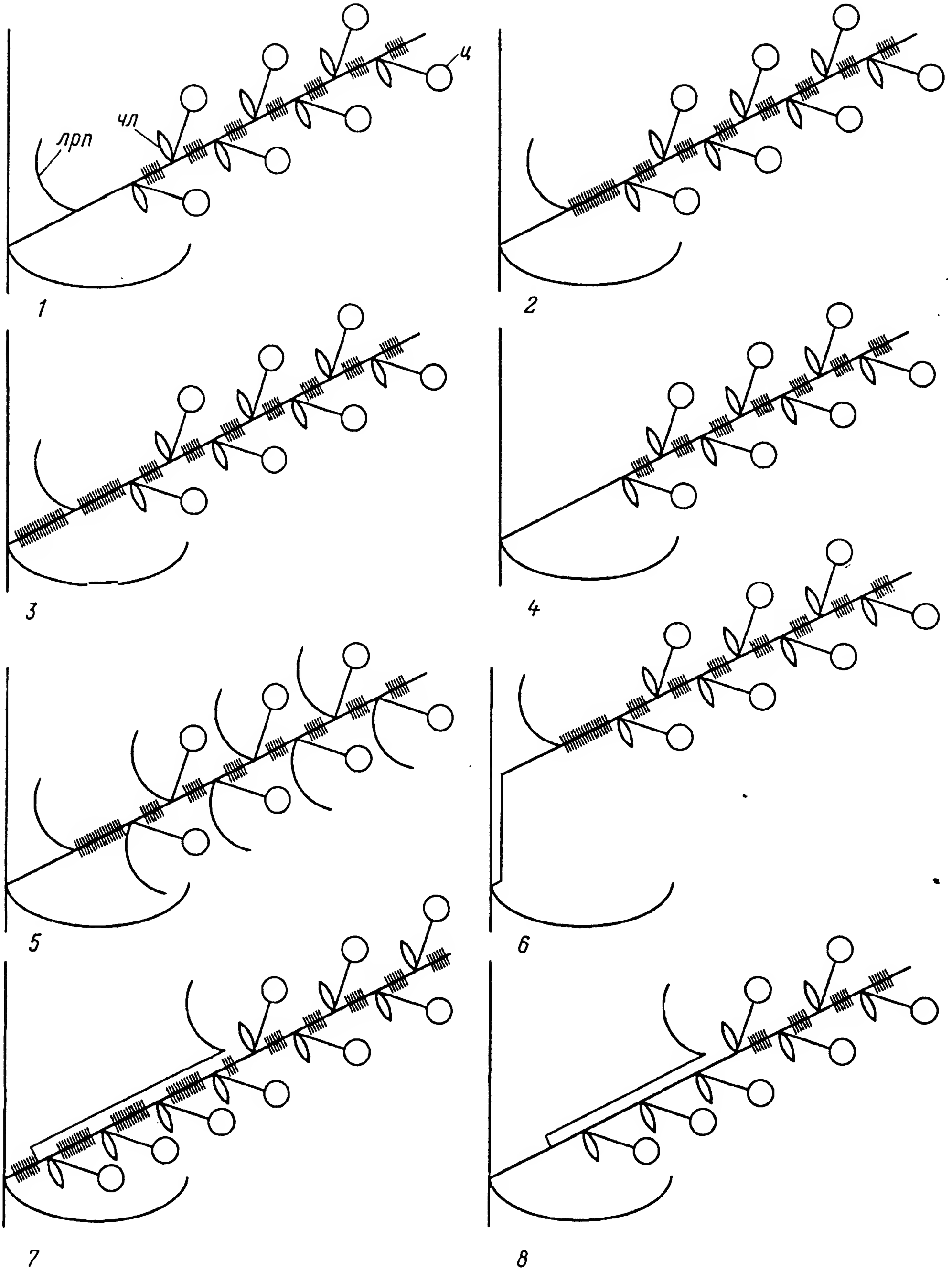


Рис. 2. Схемы строения пазушных цветоносов, несущих элементарное соцветие.

*1* — большинство видов *Dorycnium*, некоторые виды *Hosackia*, *Lotus discolor* (p.p.), *Antopetitia abyssinica* (развитые у некоторых из этих таксонов прицветнички не показаны); *2* — *Anthyllis* subgen. *Cornicina*, большинство видов *Anthyllis* sect. *Dorycnioides*, большинство видов *Lotus*; *3* — *Anthyllis* sect. *Aspalathoides*, *A.* sect. *Oreanthyllis*; *4* — *Dorycnopsis*, *Securigera*, *Hippocrepis*; *5* — *Dorycnium sanguineum*; *6* — *Anthyllis aurea* (один из вариантов); *7* — *Anthyllis* subgen. *Anthyllis*; *8* — *Anthyllis* subgen. *Terniflora*. *лрп* — лист с развитой пластинкой, *ц* — цветок, *чл* — чешуевидный лист. Остальные обозначения, как на рис. 1. На этом и следующих рисунках число цветков показано условно — оно может варьировать в пределах таксона.

K), у остальных язвенников они не отмечены. Хотя наличие или отсутствие прицветничков нередко используют при выделении родов, подродов и секций бобовых (например, Geesink, 1984), в пределах трибы *Loteae* этот признак заметно изменчив и не имеет большого значения для систематики.

Несущие элементарные соцветия оси 2-го порядка во флоральной единице, которые мы далее для простоты будем называть цветоносами, имеют у язвенников, за редкими исключениями, один лист с развитой пластинкой (рис. 2, *2*, *3*, *6—8*). Кроме этого листа на цветоносе расположены только чешуевидные прицветники. Характерная особенность листа с развитой пластинкой состоит в том, что он не несет в пазухе ни цветка, ни побега; по морфологии он похож на кроющий лист элементарного соцветия, но имеет в среднем меньшие размеры и меньшее число листочков или лопастей. Лист с развитой пластинкой на цветоносе или гомологичный ему чешуевидный лист, который похож на прицветник, но не несет в пазухе цветка (Kramina, Sokoloff, 1997), характерен и для многих других представителей *Loteae* (*Hosackia* Douglas ex Bentham, *Ottleya* D. D. Sokoloff, *Kebirita* Kramina et D. D. Sokoloff, *Pseudolotus* Rech. f., *Dorycnium* Miller, *Lotus* L., *Tetragonolobus* Scop., *Acmispon* Rafin., *Syrmatium* Vogel,[5] *Tripodion* Medik., *Hymenocarpos* Savi, *Antopetitia* A. Rich., *Hammatolobium* Fenzl, большинство видов *Ornithopus* L.). Мы считаем эту особенность важным признаком трибы *Loteae* в целом, несмотря на то что существует 7 родов трибы, у которых на цветоносе нет листьев, не несущих в пазухе цветков (например, рис. 2, *4*). Дело в том, что наличие одного и только одного зеленого листа на цветоносе — весьма редкое среди бобовых явление.[6]

Наличие или отсутствие листа с развитой пластинкой на цветоносе — важный признак при обособлении от *Anthyllis* близкого рода *Dorycnopsis*, у представителей которого цветонос несет только чешуевидные прицветники (см.: Lassen, 1989; Tikhomirov, Sokoloff, 1997). Отметим, что один из видов *Dorycnopsis* — *D. gerardii* (L.) Boiss. — нередко включали в род *Anthyllis* и сближали с *A. onobrychioides* (de Candolle, 1825; Cullen, 1968). Указывали, что оба вида не имеют зеленого листа на цветоносе (Cullen, 1968). Наши наблюдения подтверждают данные O. de Bolòs, J. Vigo (1984) о том, что у *A. onobrychioides* цветонос всегда несет маленький зеленый лист.

У видов секции *Sericeae* нами были обнаружены как головки, имеющие при основании лист с развитой пластинкой, так и головки без такого листа. Найдены и цветоносы промежуточных типов: с небольшим листом при основании головки, с меленькой волосистой чешуйкой на его месте и т. д. В тех случаях, когда пластинка листа совсем не развита, часто удается обнаружить его основание в виде довольно широкой каймы. Мы считаем, что отсутствие в некоторых случаях зеленого листа на цветоносах *A. henoniana* и *A. lagascana* — явление явно вторичное и объяснимое: соцветие этих видов (в отличие от *Dorycnopsis*!) очень компактное, все междоузлия на цветоносе укорочены. Заметим, что редукция листа, не несущего в пазухе цветка, происходит в этом случае позже, чем редукция прицветников.

Лист с развитой пластинкой может иметь различное положение на цветоносе. У большинства видов *Anthyllis* он расположен при основании элементарного соцветия— головки (рис. 2, *2*, *3*, *6*). Подобная ситуация характерна и для подавляющего большинства других представителей *Loteae*, имеющих зеленый лист на цветоносе.

---

[5] У *S. watsonii* (Vasey et Rose) Brand в отличие от видов *Anthyllis* в пазухе зеленого листа может развиваться элементарное соцветие или паракладий (но не цветок!).

[6] R. M. Polhill (1994) упомянул о том, что M. Lavin (неопубл. данные) предложил новую трактовку этой оригинальной структуры цветоноса большинства *Loteae*. По мнению M. Lavin, зеленый лист на цветоносе является на самом деле кроющим листом головки. Согласно этой гипотезе, цветонос *Loteae* несет не простую, а двойную головку, причем все пазушные простые головки в ней, кроме одной, в результате редукции отсутствуют. Большинство видов трибы оказываются тогда не трехосными, а четырехосными растениями. Наши данные не подтверждают, но и не опровергают гипотезу M. Lavin, и мы следуем в этой статье традиционной точке зрения ввиду ее большей простоты. Точка зрения M. Lavin может быть принята только в том случае, если будут найдены неизвестные нам пока факты, которые нельзя объяснить в рамках традиционной точки зрения.

Лишь у немногих видов трибы зеленый лист отделен от головки удлиненным междоузлием (*Antopetitia abyssinica* A. Rich., часть видов *Dorycnium* и *Hosackia*, часть образцов *L. discolor* E. Meyer и видов *Lotus* subgen. *Canaria* (Rikli) Gillett, — рис. 2, *1*). У видов *Dorycnium* нередко на нижних цветоносах зеленый лист отделен от головки удлиненным междоузлием, а на верхних — укороченным, причем в пределах растения можно наблюдать все промежуточные варианты.

Необычное положение на цветоносе листа с развитой пластинкой характерно для 4 видов *Anthyllis* — *A. terniflora*, *A. cytisoides*, *A. vulneraria* s. l. и *A. lemanniana* (рис. 2, *7*, *8*). Лист с развитой пластинкой расположен у этих растений в верхней части элементарного соцветия и делит его на 2 части — проксимальную и дистальную. Проксимальная часть — односторонняя, поскольку цветки развиваются только на стороне, противолежащей листу с развитой пластинкой. Дистальная, меньшая часть соцветия имеет радиальную симметрию. У растений с элементарным соцветием в виде кисти (*A. cytisoides*, *A. terniflora*) междоузлия удлинены только в проксимальной части, в дистальной они укорочены. Положение листа с развитой пластинкой на цветоносе — важный таксономический признак в роде *Anthyllis*. *A. vulneraria* и *A. lemanniana* составляют типовой подрод, а *A. cytisoides* и *A. terniflora* выделены в подрод *Terniflora* (Тихомиров, Соколов, 1996).

Таксономическим признаком является и длина первого междоузлия на цветоносе (Акулова, 1985). Этот признак использован при выделении внутриродовых таксонов *Anthyllis* (Тихомиров, Соколов, 1996): для видов секции *Dorycnioides* (с оговоркой относительно *A. aurea*, — см. ниже) и подрода *Cornicina* характерно удлиненное первое междоузлие (рис. 2, *2*); у видов секций *Aspalathoides*, *Sericeae* и *Oreanthyllis*, а также у представителей типового подрода оно укороченное (рис. 2, *3*, *7*). У видов подрода *Terniflora* первое видимое междоузлие может быть либо укороченным, либо удлиненным.

У *A. aurea* в отличие от всех остальных видов удлиненное первое междоузлие на нижних цветоносах флоральной единицы в большей или меньшей степени (иногда даже по всей длине) срастается с материнским побегом (рис. 2, *6*). Верхние пазушные головки расположены у этого вида на укороченных цветоносах в пазухах кроющих листьев, несущих 1—3 маленьких листочка или вовсе не имеющих пластинки и тогда очень похожих на прицветники. Междоузлия между нижними кроющими листьями головок удлиненные, а между верхними — укороченные. Таким образом, верхняя часть флоральной единицы *A. aurea* представляет собой компактную структуру, состоящую из верхушечной головки (см. выше) и нескольких вплотную прилегающих к ней пазушных головок. Встречаются и растения *A. aurea* с обедненными соцветиями, состоящими из одной верхушечной и одной пазушной головок на укороченном цветоносе. Верхушечная головка во всех исследованных соцветиях *A. aurea* по размеру и числу цветков заметно превышает верхнюю пазушную. У другого язвенника с двухосной флоральной единицей — *A. barba-jovis* — наблюдается обратное соотношение. Можно отметить и другое различие между этими видами. У *A. barba-jovis* при переходе к верхушечной головке листорасположение на главном побеге меняется резко, в то время как у *A. aurea* нередко угол расхождения кроющих листьев верхних пазушных головок постепенно приближается к углу расхождения прицветников. На наш взгляд, изложенные факты говорят о том, что у *A. aurea* имеет место «стирание границы» верхущечной головки.[7] Хотя с морфологической точки зрения это явление несомненно заслуживает внимания, мы не склонны придавать ему большого таксономического «веса».

---

[7] Говоря о «стирании границы», мы не вкладываем в эти слова эволюционного истолкования наблюдаемых фактов.

## Обсуждение результатов

Полученные данные подтверждают, что в пределах рода *Anthyllis* существует значительное разнообразие вариантов цветорасположения и структура соцветий несет несколько существенных признаков, которые следует учитывать при разграничении подродов и секций (Тихомиров, Соколов, 1996). Важными признаками подродов являются тип элементарного соцветия (головка или кисть в узком понимании) и положение зеленого листа на цветоносе. При разграничении секций в подроде *Barba-Jovis* существенное значение имеют длина первого междоузлия на цветоносе и структура кроющих листьев элементарных соцветий.

Строение прицветников также является, по нашим данным, важным диагностическим признаком секций в подроде *Barba-Jovis*. Результаты изучения прицветников подтверждают выделение *A. henoniana* и *A. lagascana* в особую секцию *Sericeae* и перенос всех (за исключением *A. montana*) видов секции *Oreanthyllis* в секцию *Dorycnioides*. Это — таксономические решения, принятые на основании анализа других признаков (Тихомиров, Соколов, 1996). Ранее строение прицветников не использовали в систематике *Anthyllis*, вероятно, из-за путаницы в терминологии. Прицветниками (bracts) обычно называли (например, Cullen, 1976; Akeroyd, 1986) кроющий лист пазушного цветоноса и лист с развитой пластинкой на нем, который на самом деле никогда не несет у язвенников пазушного цветка. Естественно поэтому, что собственно кроющие листья цветков нередко ускользали от внимания систематиков.

Заслуживает внимания тот факт, что в пределах рода *Anthyllis* существуют как двухосные, так и трехосные растения. На обособленность по этому признаку *A. aurea* и *A. barba-jovis* от других язвенников, насколько нам известно, исследователи ранее не указывали.

Хотя внимание к различиям в осности оказалось весьма перспективным при изучении ряда групп растений (Серебряков, 1952; Нотов, 1993, и др.), в пределах рода *Anthyllis* таксономическая значимость этого признака, на наш взгляд, невелика. Достаточно отметить, что у исключительно близкого к *A. barba-jovis* вида *A. aegaea*, как показало изучение типового материала (K), верхушечное элементарное соцветие отсутствует.

Завершая обсуждение таксономической значимости отдельных признаков, заметим, что особенности цветорасположения, важные при разграничении подродов и секций, связаны в основном со строением элементарных соцветий и несущих их пазушных цветоносов. С этими же структурами связаны и важнейшие признаки рода *Anthyllis* и даже трибы *Loteae* в целом (наличие зеленого листа на цветоносе и полностью укороченных междоузлий в элементарном соцветии[8]). Некоторые особенности структуры флоральной единицы как таковой, по-видимому, устойчивы в пределах вида (например, наличие или отсутствие верхушечной головки). Наконец, степень развития паракладиев зачастую сильно изменчива в пределах вида и не может быть признана существенным таксономическим признаком. Структура соцветий, как известно, иерархична, и элементы низкого порядка характеризуются в ней наибольшей консервативностью (см.: Кузнецова, 1998). Элементарные соцветия, как элементы самого низкого порядка, несут поэтому наибольшее число таксономически значимых особенностей.

Два связанных с рассматриваемой проблемой вопроса заслуживают, на наш взгляд, более подробного обсуждения: во-первых, эволюционные взаимоотношения между двухосными и трехосными формами и, во-вторых, морфологическая природа зеленого листа на цветоносе.

Мы уже указывали, что некоторые различия в структуре флоральных единиц язвенников удобно интерпретировать с точки зрения концепции псевдоциклов (см.: Кузнецова, 1991, 1998). Кажется естественным исходить из концепции псевдоциклов и при анализе взаимоотношений двухосных и трехосных форм. Эта концепция недвусмысленно указывает на примитивность двухосных (рис. 1, *1*) и производность трехосных (рис. 1, *3*) растений: в ходе псевдоцикла происходит редукция верхушечного элемента соцветия, в нашем случае — верхушечной головки. На этом заключении можно было бы поставить точку, если бы не сравнение видов *Anthyllis* с другими представителями *Loteae*. Остальные виды трибы, насколько позволяет судить их выборочное изучение, являются трехосными растениями. Более того, у немногих представителей трибы двойная кисть (опять же в широком смысле слова кисть) является интеркалярной, а не верхушечной; такую двойную кисть следует рассматривать уже не как флоральную единицу, а как флоральную зону на скелетном моноподиальном побеге (рис. 1, *2*). Трехосными моноподиально нарастающими формами являются, в частности, оба вида *Cytisopsis*, некоторые растения *Hammatolobium lotoides* Fenzl и *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen s. l. (см.: Голубев, 1984; Tikhomirov, Sokoloff, 1996; Соколов, 1997).

---

[8] Последний признак особенно важен при отграничении трибы *Loteae* от соседних триб *Galegeae* и *Hedysareae*. Даже у видов подрода *Terniflora* верхние прицветники в кисти разделены укороченными междоузлиями.

Моноподиально и симподиально нарастающие трехосные формы связаны переходами, что можно наблюдать, например, в роде *Hammatolobium* (Tikhomirov, Sokoloff, 1996). У *Hippocrepis emerus* s. l. тип нарастания побегов является нестабильным (Голубев, 1984). Напрашивается вывод, что в упомянутых группах *Loteae* имел место переход от интеркалярных соцветий к псевдотерминальным, который описан в ряде таксонов *Papilionaceae* (Кузнецова, 1998), а формы с моноподиальным нарастанием являются первичными. Учитывая, что триба *Loteae* представляется нам весьма естественной и ясно очерченной группой, в этом случае необходимо будет признать производный характер трехосных растений и возможность возникновения верхушечной головки у *Anthyllis aurea* и *A. barba-jovis* de novo.

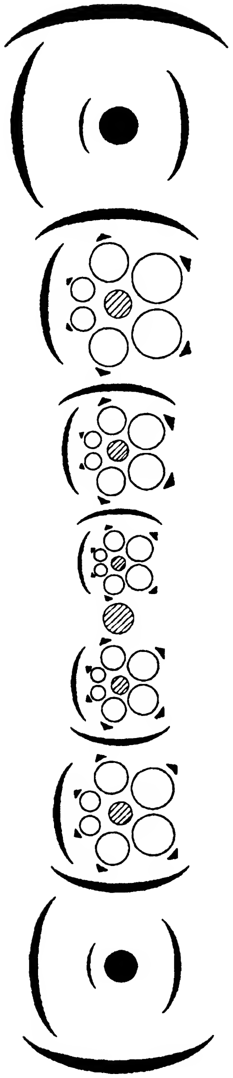
Таким образом, наши данные не позволяют доказать первичный или производный характер весьма редких в трибе *Loteae* трехосных флоральных единиц. Примечательно, что ничего не дает в этом отношении анализ цветорасположения в трибе *Galegeae*, с которой принято связывать происхождение *Loteae* (Polhill, 1981). В пределах *Galegeae* существует тот же набор форм, что и в трибе *Loteae*: решительно преобладают трехосные растения, среди которых есть формы как с симподиальным, так и моноподиальным нарастанием; отмечены и двухосные растений (например, *Galega*), но они редки.

Рассмотрим вопрос о морфологической природе зеленого листа на цветоносе язвенников. Мы считаем, что лист с развитой пластинкой, расположенный у *Anthyllis vulneraria*, *A. lemanniana*, *A. terniflora* и *A. cytisoides* в средней или верхней части элементарного соцветия, гомологичен зеленому листу при основании головки (или на удлиненной части цветоноса) у других представителей *Loteae*. Гомология этих структур подтверждается, в частности, односторонним цветорасположением в проксимальной части элементарного соцветия у видов subgen. *Anthyllis* и subgen. *Terniflora*. Типичным для рода *Anthyllis* является положение зеленого листа при основании головки. У 4 рассматриваемых видов произошло его смещение из обычного положения в верхнюю или среднюю часть элементарного соцветия. Именно вдоль «траектории» этого смещения в соцветии не развиваются цветки, за счет чего и возникает его односторонность (рис. 2, *7*, *8*). В пользу гомологии рассматриваемых листьев говорит и их значительное морфологическое сходство. Достаточно сравнить пальчатолопастный лист при основании головки у *Anthyllis montana* и точно такой же пальчатолопастный лист в средней части головки *A. vulneraria* и *A. lemanniana*. Отметим также, что у представителей *Loteae* в пазухе листьев с развитой пластинкой независимо от их положения на цветоносе не развивается цветок. Исключения составляют только *Dorycnium sanguineum* Vural с зелеными ланцетными прицветниками и *Lotus laricus* Rech. f. et al., у которого прицветники иногда несут маленькую шиловидную пластинку. Впрочем, у этих 2 видов при основании головки расположен зеленый лист с пазухой, не занятой цветком.

Наконец, лист, не несущий в пазухе цветка, всегда ориентирован в трансверзальной плоскости. Можно наблюдать даже более общую закономерность. Как видно из

Рис. 3. Диаграмма флоральной единицы и двух нижележащих междоузлий на главной оси у *Anthyllis* subgen. *Cornicina*, большинства видов *Anthyllis* subgen. *Barba-Jovis* и рода *Lotus*.

Дугами обозначены листья с развитыми пластинками, треугольниками — чешуевидные прицветники, белыми кругами — цветки, заштрихованными кругами — закончившие рост оси, черными кругами — оси, продолжающие рост.



диаграммы на рис. 3, первые листья на всех боковых ветвях (как вегетативных, так и генеративных) обращены к одной и той же стороне материнского побега (на нашей диаграмме это левая сторона). Таким образом, каждый двурядный побег является в сущности дорзивентральным. Поэтому, изучив единственную пазушную ветвь, расположенную, например, в нижней части материнского побега, можно обычно предсказать положение первых листьев на всех остальных ветвях. Основываясь на этом критерии, мы убедились на собранном в Средней России большом материале по *Anthyllis vulneraria*, что зеленый лист в средней части головки всегда ориентирован именно так, как должен быть ориентирован первый лист на побеге. Напротив, самый нижний цветок в головке всегда расположен так, что его кроющий лист, согласно выявленной закономерности, никак не может быть первым листом на цветоносе.

Итак, мы считаем, что у представителей *Loteae* лист с развитой пластинкой на цветоносе (учитывая оговорки относительно *Dorycnium sanguineum* и *Lotus laricus*) с морфологической точки зрения всегда является первым развитым листом на этом побеге. Более того, этот лист, по нашему мнению, представляет собой один из предлистьев пазушного побега, несущего элементарное соцветие.

Важнейшим доводом в пользу того, что у представителей *Anthyllis*, *Lotus* и близких родов лист с развитой пластинкой является единственным предлистом побега, несущего элементарное соцветие (цветоноса), мы считаем строение соцветий *Anthyllis barba-jovis* и *A. aurea*. У этих видов в отличие от остальных представителей трибы развиты верхушечные головки. Верхушечная головка не имеет при основании зеленого листа без цветка или почки в пазухе. Следовательно, лист с развитой пластинкой на цветоносе *не относится к элементарному соцветию*. Мы вправе поэтому считать его листом, присущим цветоносу как пазушному побегу, т. е. предлистом.

Таким образом, у видов *Anthyllis*, как и у многих других *Loteae* в отличие от большинства двудольных растений морфологически выражен только один предлист. Необычно и то, что предлистья в области соцветия в этой группе являются единственными зелеными листьями на боковых побегах, в то время как у большинства растений они, если отличаются от других листьев, имеют меньший размер и часто чешуевидные (Eames, 1961, и др.). Кроме того, у некоторых видов *Anthyllis* в области соцветия предлист имеет противоестественное (хотя и объяснимое) положение в верхней части, а не при основании побега.

Единственный предлист является, конечно, редкостью для двудольных, однако его положение на побеге — в трансверзальной плоскости — вполне типичное (рис. 3).

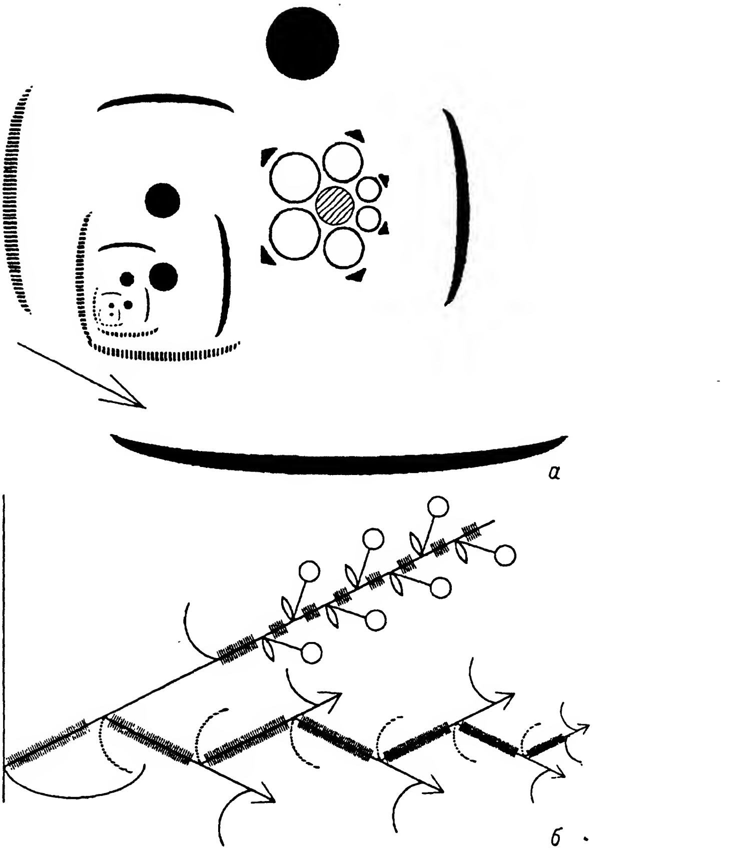


Рис. 4. Диаграмма (*а*) и схема (*б*), объясняющие возможную редукцию одного из предлистьев на цветоносе у видов *Anthyllis* и близких родов, с точки зрения гипотезы М. А. Гуленковой (1974) о природе сериальных почек у бобовых. Изображен вариант строения цветоноса, характерный для *Anthyllis* subgen. *Cornicina*, большинства видов *Anthyllis* subgen. *Barba-Jovis* и рода *Lotus*.

Редуцированные предлистья показаны пунктиром. Стрелкой на диаграмме обозначено направление, в котором должна «повернуться» группа почек, чтобы занять медиальное положение, которое она в действительности имеет. Остальные обозначения, как на рис. 1—3. Порядок распускания цветков показан только на диаграмме. Далеко не всегда сериальных почек развивается так много, как показано на этом рисунке.

Мы предполагаем, что один из двух предлистьев у представителей *Loteae* редуцирован. Случаи редукции одного из предлистьев у двудольных описаны в литературе (например, Troll, 1957). Одно из возможных объяснений редукции предлиста у представителей *Loteae* (и ряда других мотыльковых) может быть предложено на основании данных М. А. Гуленковой (1974). По мнению Гуленковой (1974), характерная для ряда бобовых растений нисходящая серия почек является, по-видимому, укороченной системой симподиально нарастающих побегов. Если это так, то следует предположить наличие редуцированного первого листа на боковом побеге, в пазухе которого закладывается следующая «сериальная» почка. По своему положению этот лист как раз соответствует «недостающему» предлисту (рис. 4).

Некоторые данные говорят, однако, и в пользу того, что редукция одного из предлистьев не связана с эволюционным становлением сериальных почек. В частности, у видов *Glycyrrhiza* (триба *Galegeae*), по нашим данным, первые 2 листа на вегетативных побегах, хотя и не отличаются по морфологии от остальных листьев, расположены иногда супротивно. При этом у *Glycyrrhiza* присутствуют сериальные почки. У некоторых представителей *Mimosaceae*, несмотря на сериальное расположение почек, каждый побег имеет 2 чешуевидных предлиста (см. Velenovský, 1907), и этот факт трудно объяснить с точки зрения гипотезы Гуленковой (1974).

Отметим также, что у *Lotus corniculatus* L. s. l. и *Anthyllis vulneraria* s. l. при изучении большого материала в поле можно найти цветоносы с двумя (а не одним) зелеными листьями. Впрочем, значение последнего факта, видимо, не стоит переоценивать. Дело в том, что необычное строение имеют, как правило, нижние головки во флоральной единице. В некоторых случаях их можно трактовать как результат «размывания границы» флоральной единицы и «гибридизации программ развития» элементарного соцветия и паракладия (о подобных явлениях см.: Лодкина, 1983).

Итак, «проблема второго предлиста» у видов *Anthyllis* вряд ли имеет определенное решение. Не исключено, что сама постановка вопроса о «поиске следов» второго предлиста не вполне корректна, как некорректны вообще поиски эволюционных путей отдельных метамеров в слабо интегрированной модульной структуре.

«Перемещение» предлиста в среднюю или верхнюю часть элементарного соцветия служит, как уже отмечено, причиной дорсивентральности головок и кистей. При более внимательном рассмотрении менее резко выраженную дорсивентральность можно обнаружить и у тех представителей *Loteae*, которые имеют предлист в «нормальном» положении. Выражается она в небольших отклонениях от акропетального порядка распускания цветков в элементарном соцветии: те из них, которые расположены рядом с предлистом, зацветают позже. Более того, по данным J. Velenovský (1910), опережающее распускание цветков на одной стороне головки выражено даже у видов *Loteae* s. l., не имеющих зеленого листа на цветоносе.

Дорзивентральные элементарные соцветия широко распространены в сем. *Papilionaceae* (Goebel, 1928; Weberling, 1989). Дорсивентральность связана, по мнению Weberling (1989), с тем, что цветки развиваются в основном или только на абаксиальной стороне элементарного соцветия. Общей особенностью дорсивентральных элементарных соцветий в трибе *Loteae* является то, что плоскость их симметрии ориентирована не медиально, а трансверсально.

## Выводы

1. Наиболее таксономически значимые особенности цветорасположения связаны в роде *Anthyllis* со строением элементарных соцветий и несущих их пазушных цветоносов. Важными признаками подродов являются тип элементарного соцветия (головка или кисть в узком понимании) и положение зеленого листа на цветоносе. При разграничении секций в подроде *Barba-Jovis* важна длина первого междоузлия на цветоносе, структура кроющих листьев элементарных соцветий, а также наличие или отсутствие прицветников и их строение.
2. В роде *Anthyllis* представлены как двухосные, так и трехосные формы, причем таксономический «вес» этого признака, видимо, невысок. Эволюционные взаимоотношения между двух- и трехосными флоральными единицами установить трудно, особенно если учесть характер изменчивости признака в близких группах.
3. Лист с развитой пластинкой, расположенный у *Anthyllis vulneraria*, *A. lemanniana*, *A. terniflora* и *A. cytisoides* в средней или верхней части элементарного соцветия, гомологичен зеленому листу при основании головок других видов *Anthyllis*. Зеленый лист на цветоносах *Anthyllis* и многих других представителей *Loteae* следует трактовать как предлист пазушных побегов — цветоносов.
4. Плоскость симметрии дорзивентральных элементарных соцветий видов *Anthyllis* ориентирована трансверсально, в то время как у многих мотыльковых, по данным Weberling (1989), она ориентирована медиально.

Авторы благодарны Ю. Е. Алексееву, Р. П. Барыкиной, Т. Е. Краминой, А. А. Нотову, А. К. Тимонину, В. Н. Тихомирову, Н. Н. Цвелеву и В. В. Чубу за обсуждение результатов и полезные замечания, а также кураторам гербариев A, CAS,

DS, E, GH, K, KPABG, LE, LECB, LL, MHA, MW, P, PCU, TEX, US и YALT за возможность изучения материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Акулова З. В.* К вопросу о путях морфологической эволюции в роде *Anthyllis* L. // Тр. 7-й Конф. молодых ученых БИН АН СССР (Ленинград, апрель 1984 г.). Деп. в ВИНИТИ 10.10.85, № 6519—85 деп. С. 29—36.

*Голубев В. Н.* Биологическая флора Крыма. Деп. в ВИНИТИ 30.07.84, № 5770—84 деп. 218 с.

*Гуленкова М. А.* Сериальные почки у некоторых бобовых // Биол. науки. 1974. № 12. С. 55—58.

*Кузнецова Т. В.* Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 12. М., 1991. С. 51—174.

*Кузнецова Т. В.* Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 1. С. 74—103.

*Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П.* Соцветия: морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.

*Лодкина М. М.* Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 2. С. 239—253.

*Нотов А. А.* Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm. (*Rosaceae — Rosoideae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.

*Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

*Соколов Д. Д.* О морфологии *Cytisopsis pseudocytisus* (Boiss.) Fertig в связи с положением этого вида в системе трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) // Тез. 6-й Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (12—16 мая 1997 г.). СПб., 1997. С. 14.

*Соколов Д. Д.* Морфолого-таксономическое исследование рода *Anthyllis* L. и принципы ревизии системы трибы *Loteae* DC. (*Papilionaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.

*Тихомиров В. Н., Соколов Д. Д.* О делении рода *Anthyllis* L. (*Papilionaceae*, *Loteae*) на подроды и секции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 1. С. 61—73.

*Яковлев Г. П.* Бобовые земного шара. Л., 1991. 144 с.

*Akeroyd J. R. Anthyllis* L. // Mountain flora of Greece / Ed. by A. Strid. Cambridge, 1986. Vol. 1. P. 521—527.

*Bolòs O. de*, *Vigo J.* Flora dels Països Catalans. Barcelona, 1984. Vol. 1. 736 p.

*Candolle* de *A. P. Anthyllis* L. // Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Paris, 1825. Pt 2. P. 168—711.

*Cullen J. Anthyllis* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 177—182.

*Cullen J.* The *Anthyllis vulneraria* complex: a résumé // Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1976. Vol. 35. N 1. P. 3—38.

*Eames A. J.* Morphology of the Angiosperms. New York; Toronto; London, 1961. 517 p.

*Geesink R.* Scala *Millettiearum*. Leiden, 1984. 131 p.

*Goebel K.* Organographie der Pflanzen. 3 Aufl. Jena, 1928. T. 1. 642 S.

*Kramina T. E.*, *Sokoloff D. D. Lotus roudairei* Bonnet and taxonomic relation—ships between African and North American species of the tribe *Loteae* (*Papilionaceae*) // Adansonia. Ser. 3. 1997. T. 19. N 2. P. 321—328.

*Lassen P.* A new delimitation of the genera *Coronilla*, *Hippocrepis* and *Securigera* (*Fabaceae*) // Willdenowia. 1989. Vol. 19. P. 49—62.

*Polhill R. M. Loteae* DC. // Proc. Intern. Legume conf. (Kew, 24—29 July 1978). Kew, 1981. Vol. 2. Advances in Legume Systematics. Pt 1. P. 371—375.

*Polhill R. M.* Classification of the *Leguminosae* // Phytochemical dictionary of the *Leguminosae* / Ed. by F. A. Bisby, J. Buckingham, J. B. Harborne. New York, 1994. P. xxxv—lvii.

*Tikhomirov V. N.*, *Sokoloff D. D.* On the genera *Hammatolobium* Fenzl and *Tripodion* Medik. (*Papilionaceae*, *Loteae* s. l.) // Feddes Repert. 1996. Bd 107. H. 3-4. S. 209—217.

*Tikhomirov V. N.*, *Sokoloff D. D.* Taxonomic position of *Vermifrux abyssinica* (A. Rich.) Gillett and taxonomy of the tribe *Loteae* s. l. (*Papilionaceae*) // Feddes Repert. 1997. Bd 108. H. 5-6. S. 335—344.

*Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. T. 2. Die Blühende Pflanze. Jena, 1957. 420 S.

*Troll W.* Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena, 1964. 615 S.

*Velenovský J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, 1907. T. 2; 1910. T. 3. 1211 S.

*Weberling F.* Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the *Leguminosae* // Advances in Legume Biology / Ed. by C. H. Stirton, J. L. Zarucchi. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1989. Vol. 29. P. 35—58.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Московский государственный университет
E-mail: sokoloff@dds.srcc.msu.su

Получено 18 V 1999

## SUMMARY

Flower arrangement pattern is studied in all species of *Anthyllis*, as well as in all genera of the tribe *Loteae*, for comparison. The length of main axis internodes within the partial inflorescence and position of foliage leaf on the peduncle are discussed as significant taxonomic characters of subgenera in *Anthyllis.* The length of first visible internode on the peduncle, the structure of subtending leavis of peduncles, the presence/absence and the structure of subtending leaves of flowers are suggested as important taxonomic features of sections in *Anthyllis* subgen. *Barba-Jovis.* The study of branching and flower arrangement patterns shows that biaxial and triaxial architectural units are present in the genus *Anthyllis.* Taxonomic significance of axiality needs, however, additional confirmation in the group under discussion.

Each peduncle possesses in *Anthyllis*, as a rule, a single foliage leaf. The foliage leaf situated at the middle or distal part of partial inflorescence (head or raceme) in *Anthyllis vulneraria*, *A. lemanniana*, *A. terniflora*, and *A. cytisoides* is supposed to be homologous to the foliage leaf found at the base of heads of the remaining species of the genus. The foliage leaf can be described as a prophyll of peduncle.

The partial inflorescences have in *Anthyllis* and other members of *Loteae* more or less evident dorsiventral structure. The dorsiventrality in partial inflorescence structure of *Loteae* is not similar to the other variants of dorsiventrality known in *Leguminosae* (see: Weberling, 1989, for complete review).

УДК 581.5 : 581.9(470.25) «08/10» : 581.33

© И. Б. Кучеров, В. Ф. Тарасевич, Е. Р. Михайлова

# РАСТИТЕЛЬНОСТЬ, КЛИМАТ И КУЛЬТУРНАЯ ФЛОРА СЕВЕРА ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ В КОНЦЕ I ТЫСЯЧЕЛЕТИЯ Н. Э. ПО ДАННЫМ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВОГО АНАЛИЗА

I. B. KUCHEROV, V. F. TARASEVICH, E. R. MIKHAILOVA. VEGETATION, CLIMATE AND CULTURAL FLORA OF THE NORTH OF THE PSKOV REGION BY THE END OF I MILLENIUM A. D. ACCORDING TO PALYNOLOGICAL DATA

По данным спорово-пыльцевого анализа погребенной почвы из могильника Березно-I (север Псковской обл.) проведена реконструкция облика растительности и климата региона в VIII—IX вв. н. э.; уточнен возраст памятника. Выявлен состав культурной флоры; приведены описания для распознавания родовой принадлежности пыльцевых зерен культурных злаков, видовой принадлежности пыльцы *Alnus*. Обсуждаются влияние подсечного земледелия на трансформацию растительных сообществ и возможность сочетания подсечного земледелия с пахотным у дославянского населения северо-запада России.

Ключевые слова: спорово-пыльцевой анализ, пыльцевые спектры, голоцен, северо-запад России, сосновые леса, ольха, культурные злаки, подсечное земледелие.

В июле 1995 г. при раскопках кургана № 12 могильника Березно-I (бассейн средней Плюссы, Псковская обл.) были отобраны образцы погребенной почвы для спорово-пыльцевого анализа. Первоначальной целью было привлечение палинологических методов к реконструкции системы земледелия дославянской культуры длинных курганов северо-запада России, данные о которой весьма неполны. В процессе работы выяснились дополнительные факты, представляющие интерес с точки зрения палинологии (идентификация культурных злаков, а также видов *Alnus* по фоссильным пыльцевым зернам) и геоботаники (трансформация сосняков под влиянием подсечного земледелия); удалось реконструировать облик растительности той эпохи по палинологическим данным. Обсуждению перечисленных вопросов и посвящена данная статья.

## Природные условия района

Могильник Березно-I расположен на границе Гдовского и Плюсского районов Псковской обл., в 0.5 км от д. Березно, на правобержье р. Яни (приток р. Плюссы), на южном берегу оз. Березно. Территория относится к Плюсскому району Волховско-Ловатской области провинции аккумулятивного ледникового и водно-ледникового рельефа последнего оледенения (Геоморфология..., 1969). Пески и рыхлые песчаники староскольского горизонта среднего девона перекрыты отложениями валдайского оледенения средней мощностью 10—15 м; поймы и (частично) надпойменные террасы рек Плюссы и Яни имеют голоценовый возраст (Малаховский, 1978, 1981). Ландшафт окружения кургана представляет собой озерно-ледниковую равнину с волнистым рельефом, сложенную тонкопесчаными отложениями, вблизи от стыка с участком абрадированной моренной равнины (Геоморфология..., 1969). Заметим, что в пределах всего ареала культуры длинных курганов прослеживается отчетливое тяготение последних к озерно-ледниковым ландшафтам (Микляев, 1974).

Геоботанически район исследований относится к Лужскому округу полосы южнотаежных лесов Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Геоботаническое..., 1989). Бóльшая часть изучаемой территории покрыта сосновыми (*Pinus sylvestris*)[1] сфагново-долгомошных лесами на песках и супесях. Наиболее характерны сосняки черничные и брусничные зеленомошные. В древостое обычна единичная примесь березы *Betula pendula* и (во 2-м подъярусе) дуба *Quercus robur*, последнее приближает подобные насаждения к сложным широколиственно-сосновым лесам подтайги. Ель *Picea abies* также эпизодически присутствует в древостое, однако еловые леса (а также производные от них осинники) нетипичны из-за отсутствия суглинистых почв.

Помимо сосняков зеленомошных, в районе окружения памятника представлены участки сосняков сухотравных (*Festuca ovina*) зеленомошно-лишайниковых, обогащенных южноборовыми видами (*Gypsophila fastigiata*, *Pulsatilla patens*, *Thymus serpyllum*), а также заболоченных сосняков черничных сфагново-долгомошных и кустарничковых (*Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) сфагновых.

В окрестностях д. Березно большие пощади занимают пахотные земли, на момент исследования засеянные рожью *Secale cereale* и овсом *Avena sativa* и обильно засоренные сегетальными и рудерально-пустошными видами (*Consolida regalis*, *Anchusa officinalis*, *Filago arvensis*, *Centaurea cyanus* и др.), а также сероольховые (*Alnus incana*) мелколесья на залежах. Сероольшанники вкупе с участками злаково-разнотравных лугов характерны также для надпойменной террасы р. Яни. На низкой заиленной террасе оз. Березно развиты черноольшанники (*A. glutinosa*), а в прибрежной полосе — околоводная травянистая растительность, в том числе заросли *Typha latifolia*.

## Растительность и почвы современного окружения кургана

В 1993 г. сосновый лес вокруг кургана был вырублен (что и побудило начать раскопки). На момент описания вырубку можно отнести к луговиковому (*Avenella flexuosa*) типу, формирование подобных вырубок закономерно после сведения сосняков-брусничников без воздействия огня (Мелехов, 1980). В растительности вырубки, а также самой насыпи кургана преобладают светолюбивые граминоиды, типичные для безлесных песчаных местообитаний среднего и недостаточного увлажнения (*A. flexuosa* — 70 %, *Festuca ovina* — 3—6 % проективного покрытия). Из характерных видов гарей присутствует *Chamaenerion angustifolium* (4 %). В числе сопутствующих видов — реликты лесного травяно-кустарничкового покрова (*Vaccinium vitis-idaea, Convallaria majalis* (по 2 %), *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*), сегетальные (*Fallopia convolvulus*, *Stellaria media*), рудеральные (*Urtica dioica*, *Galeopsis bifida*) и рудерально-луговые (*Agrostis gigantea*, *Poa pratensis*, *Rumex acetosella*, *Cerastium holosteoides*) растения. Моховой покров (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*) деградирует. Единично возобновление сосны, березы и дуба; культуры ели 1994 г. усыхают.

Контрольный участок сосняка, не затронутого рубкой, сохранился в 50 м к западу от кургана. Средняя высота древостоя 18 м, средний диаметр ствола на высоте 1.3 м — 17.5 см, максимальный — до 25 см; сомкнутость 0.7. В напочвенном покрове абсолютно преобладают *Vaccinium vitis-idaea* (35 %) и зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* — 69 %, *Dicranum polysetum* — 20, *Hylocomium splendens* — 10 %), которым сопутствуют лесные виды трав (*Melampyrum pratense* — 4 %, *Platanthera bifolia*, *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea* и др.). Доминирующие на вырубке злаки (*Avenella flexuosa*, *Festuca ovina*) малообильны, сорные виды не отмечены.

---

[1] Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову (1995), мохообразных — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992).

Почва грубогумусная поверхностно-слабоподзолистая иллювиально-железисто-гумусовая песчаная; мощность горизонтов $A_0^{'-'''}$, $A_1A_2$, $AB_h$ и $B_{fe}$ — соответственно 6, 1.5, 9.5 и 24 см. Почва вырубки задернована, от почвы сосняка отличается меньшей мощностью подстилки (5 см); горизонт $A_1A_2$ оподзолен более сильно, мощность его снижена до 0.5 см.

Насыпь кургана со средним диаметром 14 м сложена мелкозернистым песком; мощность насыпи в центре кургана ≈ 200 см, на периферии — 118—140 см. Мощность погребенной почвы, перекрытой насыпью, составляет от 9 до 32 см.

Ближайший участок сосняка кустарничково-сфагнового находится в 300—350 м к западу, сосняка сухотравного лишайниково-зеленомошного — в 300 м к югу, ближайший отрезок поймы р. Яни с зарослями серой ольхи — в 300 м к юго-западу, заросшая черной ольхой береговая терраса оз. Березно — в 40—50 м вниз по склону к северу от кургана.

## Методика исследований

Четыре образца погребенной почвы взяты из юго-западного (№ 1, 2) и северного (№ 3, 4) секторов кургана, с глубины 1—8(10) см (№ 1—3) и 10—15 см (№ 4) от верхней границы погребенного слоя, на расстоянии от 3.6 до 6.2 м от края насыпи. Для контроля взяты 3 поверхностные пробы: № 5 и 6 — из горизонтов $A_0^{''-'''}$ и $A_1A_2 + AB_h$ почвенного разреза в сосняке, с глубины соответственно 3—6 и 6—10 см; № 7 — на вырубке, из горизонта $A_0^{''-'''}$, с глубины 2—5 см.

Для извлечения пыльцы и спор пробы подвергли стандартной для образцов четвертичных отложений обработке пирофосфатным методом (Пыльцевой..., 1953).[2] На завершающих этапах анализа содержащий пыльцу и споры осадок (получаемый после центрифугирования с тяжелой жидкостью) подвергали ацетолизу (Эрдман, 1956) для достижения сравнимости по размерам между фоссильным и субрецентным пыльцевым материалом. Затем осадок замачивали глицерином и из него готовили препараты для просмотра под световым микроскопом и определения пыльцевых зерен до вида, рода или семейства с дальнейшим подсчетом их содержания в спектрах.

Подсчет производили общепринятым при анализе «лесных» пыльцевых образцов четвертичного времени групповым методом (Пыльцевой..., 1953; Левковская, 1965): количество пыльцы древесно-кустарниковых таксонов, пыльцы травянисто-кустарничковых таксонов и спор принимали каждое за 100 % (что соответствует ярусности лесного сообщества). Отдельно подсчитывали участие названных 3 групп в суммарном спектре для данного образца.

Пыльцевые зерна таксонов (видов, родов, семейств), наиболее значимых для реконструкции, с целью более детального изучения и фотографирования заключали в постоянные препараты в желатино-глицериновую среду, после чего измеряли, описывали и фотографировали с помощью микроскопа МБИ-15 с увеличением × 1000. Особое внимание было уделено поискам и определению пыльцы тех таксонов, наличие которых могло бы прояснить вопрос о системах земледелия, применявшихся во время создания кургана. Поэтому для более полного выявления культурных, а также сорных видов при анализе состава травянистой палинофлоры просматривали дополнительные препараты.

Полученные спорово-пыльцевые спектры объединены в 2 совокупности: спектры образцов погребенной почвы (№ 1—4) и спектры поверхностных проб (№ 5—7). Как для абсолютного, так и для процентного содержания пыльцы/спор каждого таксона в спектрах каждой совокупности рассчитаны основные статистики (среднее арифметическое, дисперсия и стандартная ошибка среднего), на основании чего составлены усредненные спектры: один для погребенной почвы, другой «современный». Корректность такой процедуры подтверждена тестом на гомогенность выборок (для каждого из таксонов в каждой из совокупностей) по критерию нормированного отклонения t на 5 %-ном уровне значимости (Лакин, 1990). Достоверность различий в участии таксонов в усредненных спектрах (и тем самым в роли этих таксонов при формировании растительности) оценивали по схеме однофакторного дисперсионного анализа с неравным числом повторностей, силу влияния фактора времени определяли по Снедекору, средние сравнивались по методу Шеффе (1963; Лакин, 1990).

---

[2] Начальные этапы анализа выполнены на базе географического факультета Санкт-Петербургского государственного университета, завершающие — в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН.

Для оценки возраста кургана палинологическими методами составлена таблица корреляции позднеголоценовых разрезов (по литературным данным).

## Анализ спорово-пыльцевых спектров и реконструкция облика растительности

Спорово-пыльцевые спектры из исследованных почвенных образцов, а также усредненные спектры представлены в табл. 1, фотографии пыльцевых зерен наиболее значимых таксонов — в табл. I—IV. Анализ пыльцы и спор выявил большое содержание последних в препаратах для всех изучавшихся образцов, а также хорошую сохранность и в целом незначительную фоссилизацию пыльцевого материала, о чем свидетельствует сохранившееся состояние объемности у большинства пыльцевых зерен. Это весьма благоприятно для целей более точной идентификации таксонов (как правило, сохранность пыльцы не столь высока; Березина, Тюремнов, 1967). Пыльцевые зерна и споры в основном достаточно хорошо развиты, имеют высокую степень сохранности и естественную окраску, что свидетельствует об их инситности и соответствии возрасту вмещающих их отложений — т. е. *не отмечено каких-либо признаков переотложения пыльцы*, что также благоприятствует проведению анализа.[3]

Ниже рассмотрим особенности состава установленных нами спорово-пыльцевых спектров. Во всех одним из доминантов (вплоть до достоверного абсолютного преобладания в современных спектрах) является *Pinus sylvestris* (табл. I, *10*). Это легко объясняется высокой пыльцевой продуктивностью и дальностью разлета пыльцы сосны (Нейштадт, 1957), а также спецификой ландшафта, благоприятствующего развитию сосняков. Почвенные условия намного менее благоприятны для *Picea abies*, поэтому роль ели в сложении спектров незначительна. Однако в спектрах погребенной почвы доля участия ели все же более высока (что важно для оценки возраста кургана; см. ниже), хотя и не настолько, чтобы говорить о значимом развитии ельников в прошлом (тем более что различие прослеживается лишь на уровне тенденций).

Во всех спектрах обильно представлена также пыльца ольхи как *Alnus glutinosa*, так и *A. incana* с выраженным преобладанием первого вида. Вопреки распространенному мнению, данные 2 вида *Alnus* достаточно хорошо различимы по морфологии пыльцы: пыльца *A. incana* характеризуется куполообразной апертурой с хорошо выраженной широкоромбической камерой поры и тонкими арками (табл. II, *3*—*5*), в то время как у *A. glutinosa* поры не выделяются в виде куполов, а камера поры узкоэллиптическая, часто наблюдаются толстые арки (табл. II, *1*, *2*, *6*, *7*; Куприянова, 1972). Известно, что пыльцевая продуктивность ольхи очень высока, а сама пыльца разносится на большие расстояния (Нейштадт, 1957). В нашем случае ближайшим источником пыльцы *A. glutinosa* служит черноольшанник на береговой террасе оз. Березно, видимо, существовавший и в прошлом. Тенденция к несколько большему содержанию пыльцы *A. glutinosa* в спектрах образцов из кургана по сравнению с

---

[3] Следует отметить наличие единичных недостаточно зрелых пыльцевых зерен *Tilia cordata*, у которых в области апертуры отсутствовали подстилающий слой и эндэкзина. Несостоявшееся заложение последней в процессе развития зерна могло быть обусловлено временными неблагоприятными экологическими условиями локального масштаба (например, весенними заморозками).

ТАБЛИЦА 1

Анализ спорово-пыльцевых спектров из образцов погребенной почвы и поверхностных проб могильника Березно-I

| Вид, род растений | А | | | | Б | | | Абсолютное число зерен пыльцы/спор | | | | | Процент зерен пыльцы/спор | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Абсолютное число зерен пыльцы/спор в образце № | | | | | | | Среднее ± ошибка среднего | | Результаты дисперсионного анализа | | | Среднее ± ошибка среднего | | Результаты дисперсионного анализа | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | А | Б | F | $h^2$ | FF | А | Б | F | $h^2$ | FF |
| *Pinus sylvestris* | 27 | 23 | 72 | 17 | 71 | 50 | 107 | 34.8±25.2 | 76.0±16.6 | 4.09(*) | 47.43(*) | 2.02(*) | 19.6±6.3 | 35.6±2.9 | 4.20(*) | 48.24(*) | 2.05(*) |
| *Picea abies* | 7 | 6 | 16 | 4 | 4 | 3 | 3 | 8.3±2.7 | 3.3±0.3 | 2.43 | 29.42 | 1.56 | 4.7±1.3 | 2.0±0.2 | 2.94 | 36.14 | 1.72 |
| Сумма пыльцы *Betula* | 34 | 19 | 26 | 64 | 77 | 31 | 89 | 35.8±9.9 | 65.7±17.7 | 2.51 | 30.64 | 1.59 | 21.8±7.3 | 29.5±2.7 | 0.73 | <0 | 0.85 |
| В том числе | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Betula* sect. *Albae* | 4 | 3 | 8 | 14 | 70 | 19 | 55 | 7.3±2.5 | 48.0±15.1 | 9.82* | 72.02* | 3.13* | 4.4±1.8 | 21.3±4.5 | 15.38* | 80.75* | 3.92* |
| *B.* sect. *Fruticosae* + *B. nana* | 6 | 4 | 6 | 7 | — | — | — | 5.8±0.6 | — | 59.66 | 94.48 | 7.72 | 3.4±0.5 | — | 36.16 | 91.12 | 6.01 |
| *B.* sp. p. (смятая пыльца) | 24 | 12 | 12 | 43 | 7 | 12 | 34 | 22.8±7.3 | 17.7±8.3 | 0.21 | <0 | 0.46 | 14.0±5.3 | 8.2±2.8 | 0.77 | <0 | 0.88 |
| Сумма пыльцы *Alnus* | 97 | 103 | 62 | 55 | 83 | 43 | 75 | 79.3±12.1 | 67.0±12.2 | 0.48 | <0 | 0.70 | 46.4±6.9 | 31.7±2.4 | 3.13 | 38.30 | 1.77 |
| В том числе | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Alnus glutinosa* | 50 | 36 | 27 | 15 | — | 43 | 10 | 32.0±7.4 | 17.7±13.0 | 1.06 | 1.61 | 1.03 | 18.4±3.8 | 12.4±10.7 | 0.36 | <0 | 0.60 |
| *A. incana* | 9 | 7 | 6 | 4 | 6 | — | 28 | 6.5±1.0 | 11.3±8.5 | 0.46 | <0 | 0.67 | 3.8±0.5 | 4.2±3.0 | 0.02 | <0 | 0.15 |
| *A.* sp. p. (смятая пыльца) | 38 | 60 | 29 | 36 | 77 | — | 37 | 40.8±6.7 | 38.0±22.2 | 0.02 | <0 | 0.14 | 24.2±4.4 | 15.1±9.3 | 0.96 | <0 | 0.98 |
| *Ulmus* sp. | 1 | — | 1 | — | 1 | — | 1 | 0.5±0.3 | 0.7±0.3 | 0.07 | <0 | 0.27 | 0.3±0.1 | 0.2±0.1 | 0.01 | <0 | 0.10 |
| *Tilia cordata* | 9 | 8 | 7 | 3 | — | — | — | 6.8±1.3 | — | 18.82* | 83.86* | 4.33* | 3.9±0.7 | — | 22.77* | 86.39* | 4.77* |
| *Quercus robus* | — | — | 1 | — | 1 | — | — | 0.3±0.3 | 0.3±0.3 | 0.04 | <0 | 0.20 | 0.1±0.1 | 0.1±0.1 | 0 | <0 | 0 |
| *Carpinus betulus* | 3 | — | 1 | — | — | 1 | 2 | 1.0±0.7 | 1.0±0.6 | 0 | <0 | 0 | 0.6±0.4 | 0.5±0.3 | 0.01 | <0 | 0.10 |
| *Corylus avellana* | 3 | 7 | 2 | 5 | 1 | — | 2 | 4.3±1.1 | 1.0±0.6 | 5.40(*) | 56.23(*) | 2.32(*) | 2.6±0.7 | 0.4±0.2 | 6.55(*) | 61.82(*) | 2.56(*) |
| Всего пыльцы древесных: | 181 | 166 | 188 | 148 | 238 | 128 | 279 | 171±8.9 | 215±45.1 | — | — | — | 100±0.0 | 100±0.0 | — | — | — |
| *Poaceae Festuca*-тип | 2 | 9 | 3 | 2 | 1 | 1 | 2 | 4.0±1.7 | 1.3±0.3 | 1.76 | 18.20 | 1.33 | 6.8±1.9 | 3.3±0.4 | 2.27 | 26.99 | 1.51 |
| *P. Cerealia*-тип | — | — | — | 1 | 2 | 1 | 1 | 0.3±0.3 | 1.3±0.3 | 7.06(*) | 63.85(*) | 2.65(*) | 0.8±0.8 | 3.8±1.5 | 3.67 | 43.75 | 1.91 |
| В том числе | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Hordeum* sp. | — | — | — | 1 | — | 1 | 1 | 0.3±0.3 | 0.3±0.3 | 0.02 | <0 | 0.14 | 0.8±0.8 | 1.6±0.8 | 0.40 | <0 | 0.63 |
| *Secale cereale* | — | — | — | — | 1 | — | — | — | 0.3±0.3 | 1.50 | 12.78 | 1.23 | — | 1.1±1.1 | 1.43 | 11.13 | 1.20 |
| *Elytrigia repens* | — | — | — | — | 1 | — | — | — | 0.3±0.3 | 1.50 | 12.78 | 1.23 | — | 1.1±1.1 | 1.43 | 11.13 | 1.20 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cyperaceae* | 3 | — | 1 | — | — | — | 1 | 1.0±0.7 | 0.3±0.3 | 3.26 | 39.69 | 1.80 | 1.8±1.3 | 0.7±0.7 | 0.44 | <0 | 0.67 |
| *Typha latifolia* | 40 | 48 | 49 | 15 | 11 | 27 | 25 | 38.0±7.9 | 21.0±5.1 | 2.73 | 33.59 | 1.65 | 65.7±5.6 | 51.9±9.7 | 1.74 | 17.71 | 1.32 |
| *Rumex acetosella* | — | 1 | — | 1 | — | 1 | — | 0.5±0.3 | 0.3±0.3 | 0.15 | <0 | 0.39 | 1.2±0.8 | 0.9±0.9 | 0.07 | <0 | 0.26 |
| *Fagopyrum* cf. *esculentum* | — | — | — | 1 | — | 1 | — | 0.3±0.3 | 0.3±0.3 | 0.04 | <0 | 0.20 | 0.8±0.8 | 0.9±0.9 | 0 | <0 | 0.04 |
| *F.* cf. *tataricum* | — | — | — | 1 | — | 1 | — | 0.3±0.3 | 0.3±0.3 | 0.04 | <0 | 0.20 | 0.8±0.8 | 0.9±0.9 | 0 | <0 | 0.04 |
| *Chenopodiaceae* undiff. | — | 2 | — | 2 | 1 | — | 2 | 1.0±0.6 | 1.0±0.6 | 0 | <0 | 0 | 2.3±1.6 | 2.4±1.2 | 0 | <0 | 0.04 |
| *Caryophyllaceae* undiff. | 1 | — | — | — | — | 3 | 3 | 0.3±0.3 | 2.0±1.0 | 3.89 | 45.73 | 1.97 | 0.4±0.4 | 4.6±2.4 | 4.16(*) | 47.99(*) | 2.04(*) |
| *Ranunculaceae* | 2 | 2 | 5 | 2 | — | — | 1 | 2.8±0.8 | 0.3±0.3 | 6.77* | 62.72* | 2.60* | 5.1±1.1 | 0.7±0.7 | 9.33* | 70.84* | 3.05* |
| *Brassicaceae* | — | — | 1 | — | 1 | — | — | 0.3±0.3 | 0.3±0.3 | 0.02 | <0 | 0.13 | 0.4±0.4 | 1.1±1.1 | 0.49 | <0 | 0.70 |
| *Rosaceae* | 1 | — | — | — | — | 1 | — | 0.3±0.3 | 0.3±0.3 | 0.04 | <0 | 0.19 | 0.4±0.4 | 0.8±0.8 | 0.19 | <0 | 0.43 |
| *Fabaceae* | — | — | 1 | — | — | — | — | 0.3±0.3 | — | 0.71 | <0 | 0.84 | 0.4±0.4 | — | 0.73 | <0 | 0.86 |
| *Chamaenerion angustifolium* | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | — | — | 1.5±0.5 | 0.3±0.3 | 3.20 | 39.09 | 1.79 | 3.0±1.0 | 1.1±1.1 | 1.64 | 15.72 | 1.28 |
| *Apiaceae* | — | 1 | — | 1 | 2 | — | 2 | 0.5±0.3 | 1.3±0.7 | 1.61 | 15.11 | 1.27 | 1.2±0.8 | 3.5±1.9 | 1.64 | 15.65 | 1.28 |
| *Ericaceae* undiff. | 1 | 3 | 3 | 2 | 4 | — | 4 | 2.3±0.5 | 2.7±1.3 | 0.11 | <0 | 0.34 | 4.3±1.0 | 7.0±3.8 | 0.66 | <0 | 0.81 |
| *Pyrolaceae* | — | — | — | — | — | 1 | — | — | 0.3±0.3 | 1.40 | 10.45 | 1.18 | — | 0.8±0.9 | 1.42 | 10.85 | 1.19 |
| *Lamiaceae* undiff. | — | 1 | 1 | — | — | — | — | 0.5±0.3 | — | 2.14 | 24.99 | 1.46 | 0.7±0.4 | — | 2.17 | 25.40 | 1.47 |
| *Plantago* sp. sp. | — | — | — | — | 1 | — | 1 | — | 0.7±0.3 | 5.77(*) | 58.18(*) | 2.40(*) | — | 1.7±0.9 | 4.91(*) | 53.27(*) | 2.22(*) |
| *Valeriana officinalis* s. l. | — | — | — | — | — | — | 1 | — | 0.3±0.3 | 1.40 | 10.45 | 1.18 | — | 0.6±0.7 | 1.44 | 11.44 | 1.20 |
| *Artemisia* sp. | — | — | — | — | 1 | 1 | 2 | — | 1.3±0.3 | 22.74* | 86.38* | 4.77* | — | 3.3±0.4 | 81.90* | 95.93* | 9.05* |
| *Centaurea cyanus* | — | — | — | 1 | 1 | — | 2 | 0.3±0.3 | 1.0±0.6 | 1.75 | 18.01 | 1.32 | 0.9±0.9 | 2.4±1.2 | 1.19 | 5.29 | 1.09 |
| *Asteraceae: Asteroideae* | 1 | 1 | 1 | — | 2 | 1 | 1 | 0.8±0.3 | 1.3±0.3 | 2.04 | 23.19 | 1.42 | 1.2±0.4 | 3.7±1.4 | 4.12(*) | 47.63(*) | 2.03(*) |
| *Asteraceae: Cichorioideae* | — | — | 1 | — | — | — | — | 0.3±0.3 | — | 0.71 | <0 | 0.85 | 0.4±0.4 | — | 0.73 | <0 | 0.86 |
| Varia | — | 4 | — | — | 3 | — | 1 | 1.0±1.0 | 1.3±0.9 | 0.06 | <0 | 0.24 | 1.4±1.4 | 3.9±3.0 | 0.72 | <0 | 0.85 |
| Всего пыльцы трав: | 54 | 73 | 67 | 30 | 31 | 39 | 49 | 56±9.5 | 40±5.2 | — | — | — | 100±0.0 | 100±0.0 | — | — | — |
| *Polypodiaceae* s. l. | — | 22 | 2 | 22 | 1 | 10 | 1 | 11.5±6.1 | 4.0±3.0 | 0.97 | <0 | 0.98 | 7.0±3.9 | 32.2±3.9 | 20.37 | 84.96 | 4.51 |
| *Equisetum* sp. | 1 | — | — | — | — | 1 | 1 | 0.3±0.3 | 0.7±0.3 | 1.07 | 1.92 | 1.03 | 0.2±0.2 | 12.4±10.5 | 1.92 | 21.17 | 1.39 |
| *Huperzia selago* | 1 | — | — | — | — | — | — | 0.3±0.3 | — | 0.71 | <0 | 0.84 | 0.2±0.2 | — | 0.76 | <0 | 0.86 |
| *Lycopodium* sp. sp. | 62 | 93 | 72 | 77 | — | — | — | 76.0±6.5 | — | 98.62* | 96.61* | 9.93* | 50.8±4.7 | — | 84.53* | 96.06* | 9.19* |
| cf. *Lycopodiella inundata* | — | — | — | — | — | 5 | — | — | 1.7±1.7 | 1.43 | 11.24 | 1.20 | — | 6.4±6.4 | 1.43 | 11.11 | 1.20 |
| *Diphasiastrum complanatum* | 37 | 67 | 48 | 10 | 2 | — | — | 40.5±11.9 | 0.7±0.7 | 7.98* | 67.07* | 2.83* | 25.8±6.6 | 16.7±16.7 | 0.33 | <0 | 0.57 |
| *Sphagnum* sp. sp. | 31 | 46 | — | 21 | 1 | 9 | 1 | 24.5±9.6 | 3.7±2.7 | 3.21 | 39.16 | 1.79 | 14.7±5.1 | 31.0±3.0 | 6.20(*) | 60.28(*) | 2.49(*) |
| *Bryales* | 3 | 4 | — | 2 | — | 1 | — | 2.25±0.9 | 0.3±0.3 | 3.36 | 40.72 | 1.83 | 1.3±0.5 | 1.3±1.3 | 0 | <0 | 0.07 |
| Всего спор: | 135 | 232 | 122 | 132 | 4 | 26 | 3 | 155±25.7 | 11±7.5 | — | — | — | 100±0.0 | 100±0.0 | — | — | — |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Вид, род растений | А |  |  |  | Б |  |  | Абсолютное число зерен пыльцы/спор |  |  |  |  | Процент зерен пыльцы/спор |  |  |  |  |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  | Абсолютное число зерен пыльцы/спор в образце № |  |  |  |  |  |  | Среднее ± ошибка среднего |  | Результаты дисперсионного анализа |  |  | Среднее ± ошибка среднего |  | Результаты дисперсионного анализа |  |  |
|  | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | А | Б | F | $h^2$ | FF | А | Б | F | $h^2$ | FF |
| В целом пыльцы и спор | 370 | 471 | 377 | 310 | 273 | 193 | 331 | 382±33.4 | 266±40.0 | — | — | — | 100±0.0 | 100±0.0 | — | — | — |
| В том числе: |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| пыльцы древесных | 181 | 166 | 188 | 148 | 238 | 128 | 279 | 171±8.9 | 215±45.1 | 1.28 | 7.49 | 1.13 | 46±3.4 | 81±6.6 | 24.51* | 87.27* | 4.95* |
| пыльцы трав | 54 | 73 | 67 | 30 | 31 | 39 | 49 | 56±9.5 | 40±5.2 | 1.82 | 19.26 | 1.34 | 14±1.7 | 15±2.6 | 0.14 | <0 | 0.37 |
| пыльцы спор | 135 | 232 | 122 | 132 | 4 | 26 | 3 | 155±25.7 | 11±7.5 | 21.53* | 85.69* | 4.64* | 40±3.7 | 4±4.1 | 39.22* | 91.77* | 6.26* |

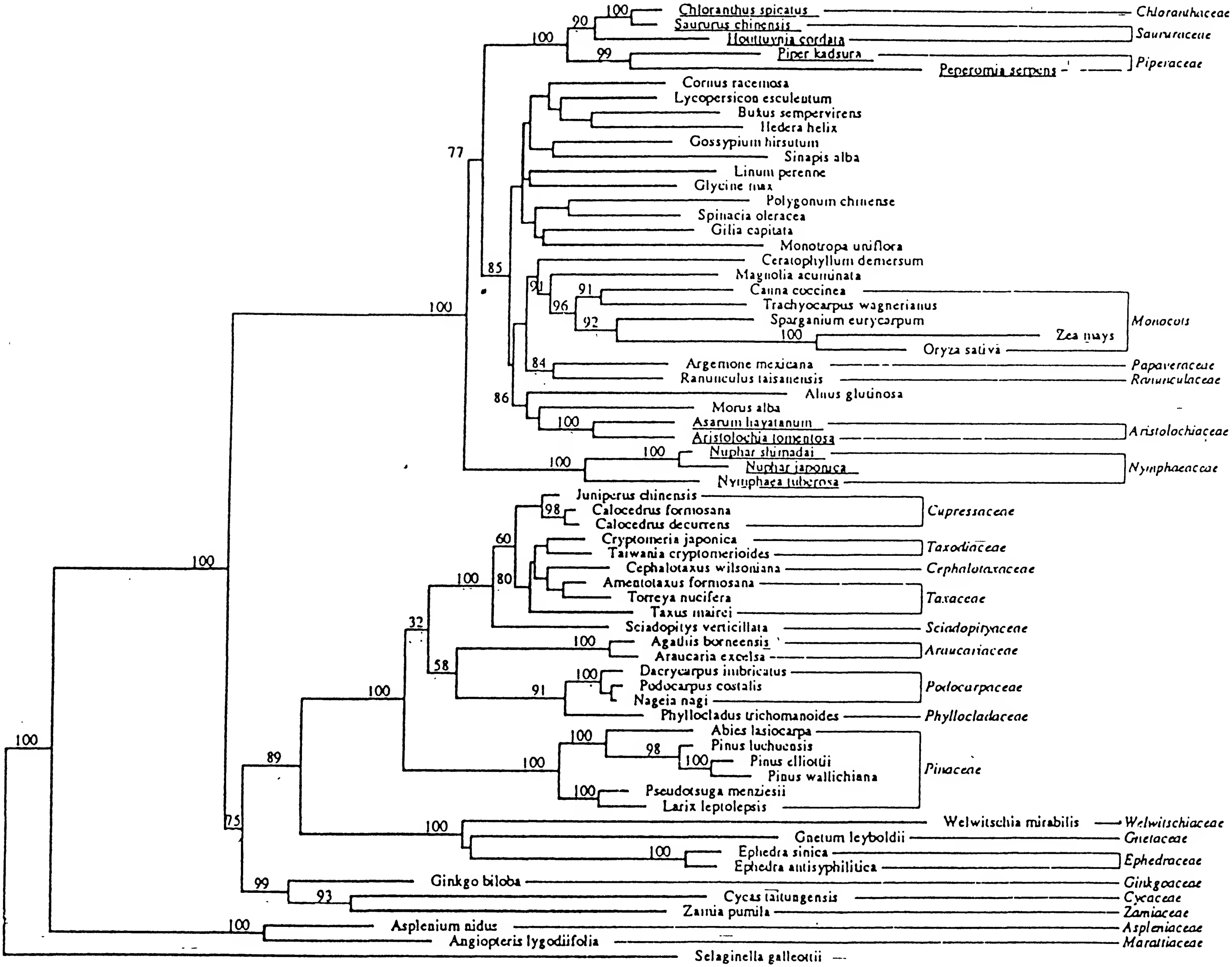
Примечание. А — пробы погребенной почвы, Б — поверхностные пробы. Все значения приводятся из расчета на 1 препарат. Средние групповые суммы округлены до целых чисел. F — расчетные значения критерия Фишера, $h^2$ — меры Снедекора, FF — меры Шеффе; F(*) и F* — достоверно на уровне значимости соответственно 10 и ≤ 5 % при числе степеней свободы $df_a = 1$ и $df_e = 5$ (Шеффе, 1963; Лакин, 1990).

современностью, возможно, указывает на более благоприятный для данного вида (несколько более мягкий и влажный) климат той эпохи (Гелета, Спиридонова, 1981). Источником пыльцы *A. incana* могут (и могли) служить как сероольховые заросли в пойме р. Яни, так и вторичные сероольшанники на залежах. По сумме пыльцы обоих видов в спектрах большей части образцов из кургана ольха преобладает над сосной.

Важную роль в сложении пыльцевых спектров играет также береза. В спектрах поверхностных проб *Betula* — третий по значимости деревянистый таксон после *Pinus sylvestris* и видов *Alnus*. Увеличение роли березы в современных спектрах (см. табл. 2) отражает общеизвестные факты возрастания антропогенной нагрузки на ландшафты, в частности — сплошного сведения коренных лесов, а также нарушения их структуры при выборочном ведении лесного хозяйства. Однако в нашем случае это возрастание нельзя считать достоверным и соответственно *не следует недооценивать влияние человека на ландшафт той эпохи*. Береза — «вторичная» древесная порода, восстанавливающая многие коренные типы леса после пожаров и/или рубок (Cajander, 1926; Сукачев, 1931; Ниценко, 1969; Мелехов, 1980; Растительность..., 1980; Гуман, Хотинский, 1981; Сейбутис, 1982; Лаасимер, 1983, и др.). Значимая роль березы в формировании спектров почв из кургана говорит о том, что подобные нарушения имели место и во время его создания, хотя и в силу иных, нежели теперь, причин, основной из которых является подсечное земледелие (см. ниже).

В пыльцевых спектрах погребенной почвы помимо древесных видов *Betula* sect. *Albae* (табл. I, *12*, *13*) наблюдаются также отсутствующие в современных спектрах кустарниковый вид *B.* sect. *Fruticosae* (*B.? humilis*) и карликовая березка *B. nana* (табл. I, *14*, *15*). Эти 2 вида являются индикаторами процессов заболачивания (первый — мезоевтрофного, второй — олиготрофного), которое в прошлом данного ландшафта, видимо, шло более интенсивно, нежели ныне. Последнее подтверждается также изобилием в рассматриваемых спектрах спор *Sphagnum* (2 разных вида; табл. I, *1*, *3*), почти отсут-

*К ст. А. С. Антонова, с. 6*



Филогенетические связи основных таксонов высших растений по данным геносистематики (по: Chaw et al., 1997).

Верхние цифры у узлов дерева — так называемые индексы бутстрепа. Этот статистический показатель говорит об уровне достоверности данного узла дерева, т. е. о монофилии исходящего из данного узла клада.

# ТАБЛИЦА 2

Корреляция разрезов позднеголоценовых отложений севера Псковской обл. и сопредельных территорий по палинологическим данным (древесно-кустарниковые породы) с учетом датировок абсолютного возраста радиоуглеродным методом

| Время | Разрез | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | XIII | XIV | XV | XVI |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Современное (SA3-2; зона I<sup>А</sup> Поста) | * | 5 | 10 | 14 | 19 |  | 27 |  | 33 | 35 |  |  |  | 44 | 49 |  | 57 |
|  | * * | 0.05 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |  | 0.25 |  | 0.10 | <0.15 |  |  |  | 0.0 | 0.0 |  | 0.10 |
|  | С | 29 | 23 | 60 | 56 |  | 60 |  | 42 | 35.6 |  |  |  | 44 | 45 |  | 16 |
|  | Е | 8 | 8 | 18 | 25 |  | 17 |  | 15 | 2.0 |  |  |  | 20 | 6 |  | 25 |
|  | Б | 39 | 41 | 10 | 11 |  | 7 |  | 33 | 29.5 |  |  |  | 13 | 21 |  | 34 |
|  | Ол | 22 | 20 | 12 | 6 |  | 13 |  | 8 | 31.7 |  |  |  | 16 | 28 |  | 19 |
|  | Ш | — | 4 | — | 2 |  | 2.5 |  | 0.5 | 0.8 |  |  |  | 3.5 | — |  | 6 |
|  | В | — | 2 | — | — |  | — |  | — | 0.2 |  |  |  | 2 | — |  | .5 |
|  | Лп | — | 1 | — | — |  | 0.5 |  | — | — |  |  |  | 1 | — |  | 1 |
|  | Д | — | 1 | — | 2 |  | 2 |  | — | 0.1 |  |  |  | 0.5 | — |  | 2 |
|  | Гр | — | — | — | — |  | — |  | — | 0.5 |  |  |  | — | — |  | .5 |
|  | Яс | — | — | — | — |  | — |  | — | — |  |  |  | — | — |  | 1 |
|  | Кл | — | — | — | — |  | — |  | — | — |  |  |  | — | — |  | — |
|  | Лщ | 2 | 4 | — | — |  | 0.5 |  | 2 | 0.4 |  |  |  | 3 | — |  | 1 |
|  | Ив | — | — | — | — |  | — |  | — | — |  |  |  | 0.5 | — |  | — |
| SA3-1 (зона I<sup>А</sup> Поста) | * | 4 | 9 |  | 18 | 22 | 26 |  | 32 |  | 37 | 38 | 40 | 43 | 48 | 52 | 56 |
|  | * * | 0.40 | 0.30 |  | 0.30 | 2.20 | 0.75 |  | 0.25 |  | 0.40 | 0.50 | 0.1—0.2 | 0.15 | 0.05 | 0.25 | 0.45 |
|  | * * * |  | 515±60 (ТА-164) |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 550±140 (?) |  |
|  | С | 30 | 30 |  | 57 | 44 | 72 |  | 40 |  | 48 | 54 | 37 | 35 | 52 | 25 | 56 |
|  | Е | 5 | 8 |  | 29 | 17 | 14 |  | 20 |  | 11 | 11 | 15 | 9 | 5.5 | 4 | 12 |
|  | Б | 46 | 40 |  | 8 | 28 | 8 |  | 18 |  | 9 | 3 | 32 | 28 | 20 | 49 | 23 |
|  | Ол | 12 | 15 |  | 4 | 10 | 6 |  | 20 |  | 20 | 22 | 12 | 18 | 22 | 20 | 4 |
|  | Ш | 1 | 5 |  | 2 | 1 | 1 |  | — |  | 10 | 10 | 1 | 5 | 0.5 | — | 5 |
|  | В | — | 1.5 |  | 0.5 | — | — |  | — |  | 1 | — | 0.5 | 2 | — | — | 0.5 |
|  | Лп | — | 1.5 |  | — | — | — |  | — |  | 8 | 9 | 0.5 | 2 | 0.5 | — | 1 |
|  | Д | 1 | 2 |  | 1.5 | — | 1 |  | — |  | 1 | 1 | — | 1 | — | — | 0.5 |
|  | Гр | — | — |  | — | — | — |  | — |  | — | — | — | — | — | — | 0.5 |
|  | Яс | — | — |  | — | — | — |  | — |  | — | — | — | — | — | — | 0.5 |
|  | Кл | — | — |  | — | 1 | — |  | — |  | — | — | — | — | — | — | — |
|  | Лщ | 6 | 2 |  | — | — | — |  | 2 |  | 2 | — | 3 | 5 | — | 1 | 2 |
|  | Ив | — | — |  | — | — | — |  | — |  | — | — | — | — | — | 1 | — |
| SA2/SA3 (рубеж зон I<sup>А</sup>/I<sup>Б</sup> Поста) | * | 3 | 8 | 13 | 17 | 21 | 25 |  | 31 | 34 | 36 |  |  | 42 | 47 | 51 | 55 |
|  | * * | 0.50 | 0.40 | 1.15 | 0.50 | 2.50 | 1.25 |  | 0.50 | <0.15 | 1.0 |  |  | 0.25 | 0.10 | 0.50 | 0.50 |
|  | * * * | 1145±65 (ТА-85) | Ок. 1000 | 1270±50 (Tln-39) |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 980±50 (?) |
|  | С | 33 | 22 | 63 | 38 | 38 | 63 |  | 35 | 19.6 | 5 |  |  | 18 | 35 | 32 | 30 |
|  | Е | 12 | 8 | 11 | 24 | 10 | 15 |  | 8 | 4.7 | 5 |  |  | 5 | 5 | 31 | 32 |
|  | Б | 45 | 48 | 18 | 30 | 41 | 16 |  | 35 | 21.8 | 25 |  |  | 45 | 30 | 29 | 21 |
|  | Ол | 5 | 17 | 8 | 5 | 10 | 6 |  | 17 | 46.4 | 50 |  |  | 19 | 30 | 6 | 13 |
|  | Ш | 1 | 3 | — | 3 | 1 | — |  | 3 | 4.9 | 15 |  |  | 6 | — | 1 | 4 |
|  | В | 0.5 | 0.5 | — | 1 | — | — |  | 1 | 0.3 | — |  |  | 2 | — | — | 0.5 |
|  | Лп | — | 0.5 | — | — | — | — |  | 2 | 3.9 | 15 |  |  | 3 | — | — | 1 |
|  | Д | 0.5 | 2 | — | 2 | — | — |  | — | 0.1 | — |  |  | 1 | — | 1 | 0.5 |
|  | Гр | — | — | — | — | 1 | — |  | — | 0.6 | — |  |  | — | — | — | 0.5 |
|  | Яс | — | — | — | — | — | — |  | — | — | — |  |  | — | — | — | 0.5 |
|  | Кл | — | — | — | — | — | — |  | — | — | — |  |  | — | — | — | — |
|  | Лщ | 4 | 2 | — | — | — | — |  | 2 | 2.6 | — |  |  | 7 | — | 1 | 1 |
|  | Ив | — | — | — | — | — | — |  | — | — | — |  |  | — | — | — | — |
| SA2 — конец (зона I<sup>Б</sup> Поста) | * | 2 | 7 | 12 | 16 | 20 | 24 | 29 |  |  |  |  | 39 |  | 46 |  | 54 |
|  | ** | 0.90 | 0.50 | 1.20 | 0.60 | 2.70 | 1.50 | 1.10 |  |  |  |  | 0.50 |  | 0.15 |  | 0.55 |
|  | *** | 1260±65 (ТА-86) |  |  |  |  |  | 1370±60 (ЛУ-1198) |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|  | С | 22 | 22 | 67 | 58 | 30 | 74 | 60 |  |  |  |  | 22 |  | 39 |  | 26 |
|  | Е | 35 | 12 | 15 | 35 | 15 | 12 | 5 |  |  |  |  | 36 |  | 4.5 |  | 59 |
|  | Б | 26 | 40 | 6 | 5 | 37 | 9 | 25 |  |  |  |  | 33 |  | 25 |  | 5 |
|  | Ол | 12 | 18 | 12 | 1 | 17 | 5 | 10 |  |  |  |  | 3 |  | 30 |  | 5 |
|  | Ш | 1 | 6 | — | 1 | 1 | — | — |  |  |  |  | 2 | 41 | 1 |  | 5 |
|  | В | 0.5 | 2 | — | — | — | — | — |  |  |  |  | 0.6 | 0.30 | 0.5 |  | .5 |
|  | Лп | — | 1 | — | — | — | — | — |  |  |  |  | 1 |  | 0.5 |  | 1 |
|  | Д | 0.5 | 3 | — | 1 | — | — | — |  |  |  |  | 0.2 |  | — |  | 1.5 |
|  | Гр | — | — | — | — | 1 | — | — |  |  |  |  | 0.2 | С 30 | — |  | 0.5 |
|  | Яс | — | — | — | — | — | — | — |  |  |  |  | — | Е 20 | — |  | 0.5 |
|  | Кл | — | — | — | — | — | — | — |  |  |  |  | — | Б 22 | — |  | — |
|  | Лщ | 4 | 2 | — | — | — | — | — |  |  |  |  | 4 | Ол 17 | — |  | 1 |
|  | Ив | — | — | — | — | — | — | — |  |  |  |  | — | Ш 5 | 0.5 |  | — |
| SA2 — начало (зона I<sup>Б</sup> Поста) | * | 1 | 6 | 11 | 15 |  | 23 | 28 | 30 |  |  |  |  | В .9 | 45 | 50 | 53 |
|  | * * | 1.0 | 0.60 | 1.30 | 0.90 |  | 2.0 | 1.50 | 0.75 |  |  |  |  | Лп 4 | 0.20 | 0.75 | 0.65 |
|  | * * * | 1670±110 (ТА-87) | 1740±70 (ТА-201) |  | 1620±50 (ТА-317) |  |  |  |  |  |  |  | - | Д .1 |  | 1590±160 (?) | 1510±50 (ТА-464) |
|  | С | 23 | 20 | 73 | 60 |  | 50 | 35 | 38 |  |  |  |  | Гр – | 47 | 25 | 35 |
|  | Е | 28 | 17 | 20 | 24 |  | 28 | 15 | 14 |  |  |  |  | Яс – | 4 | 30 | 45 |
|  | Б | 34 | 40 | 2 | 10 |  | 8 | 30 | 30 |  |  |  |  | Кл – | 20 | 31 | 9 |
|  | Ол | 9 | 17 | 5 | 4 |  | 12 | 5 | 15 |  |  |  |  | Лщ 6 | 30 | 10 | 7 |
|  | Ш | 2 | 4 | — | 2 |  | 2 | 12 | 2 |  |  |  |  | Ив – | 24 | 2 | 3 |
|  | В | 1 | 1 | — | — |  | 1.5 | 2 | 1 |  |  |  |  |  | 1.5 | — | 0.3 |
|  | Лп | — | 1 | — | 1 |  | — | 8 | 1 |  |  |  |  |  | 1 | — | 1 |
|  | Д | 1 | 2 | — | 1 |  | 0.5 | 2 | — |  |  |  |  |  | 0.5 | 2 | 1 |
|  | Гр | — | — | — | — |  | — | — | — |  |  |  |  |  | — | — | 0.5 |
|  | Яс | — | — | — | — |  | — | — | — |  |  |  |  |  | — | — | 0.2 |
|  | Лщ | 4 | 2 | — | — |  | — | 3 | 1 |  |  |  |  |  | — | 2 | 1 |
|  | Ив | — | — | — | — |  | — | — | — |  |  |  |  |  | 0.5 | — | — |

Примечание. Римскими цифрами пронумерованы **разрезы**: I — болото (бол.) Теосааре в средней Эстонии (Ilves et al., 1968; по: Хотинский, 1977); II — бол. Улила в средней Эстонии (Ильвес, Сарв, 1970, по: Хотинский, 1977); III — разрез (разр.) Пузи, бол. Аласоо близ оз. Лахпере, юго-западный берег Чудского оз. (Паап и др., 1981); IV — разр. Савику в устье р. Эмайыги, юго-западный берег Чудского оз. (Сарв, Ильвес, 1975); V — залив Вярска в северо-западной части Псковского озера, донная скважина (скв.) X-12 (Пиррус, Тасса, 1981); VI — бол. Орловское на юго-восточном побережье Псковского озера близ устья р. Толбы, скв. 2252 (Малаховский, 1981); VII — торфяник на вершине оза у д. Заньково близ г. Остров (Малаховский и др., 1983); VIII — бол. Тушинский Мох в 6 км к западу от пос. Черного на водоразделе рек Плюссы и Чермы, скв. 134 (Малаховский, 1981); IX — могильник Березно-I (усредненные данные); X — обнажение (обн.) 2156 у д. Брод, пойменные отложения р. Плюссы (Малаховский, 1978); XI — обн. 114 у пос. Ляды, пойменные отложения р. Плюссы (Малаховский, 1978); XII — бол. Кирпичнецкий Мох у д. Могутово в верховьях р. Люты, скв. 2226 (Малаховский, 1981); XIII — скв. 1 у геостанции «Железо» на высокой пойме р. Луги (Максимов, Савельева, 1997); XIV — расчистка 1 у д. Лужки на р. Ящере (Максимов, Савельева, 1997); XV — бол. Тесово-Нетыльское, северо-запад Новгородской обл. (Нейштадт и др., 1965); XVI — озерно-болотная стоянка Наумово, северный берег оз. Жижицкого (Гуман, 1978, 1983).

**В графах**: * — номера образцов (арабские цифры — пронумерованы образцы разного возраста, взятые в данных разрезах с различной глубины, использована сплошная нумерация образцов); ** — глубина, м; *** — возраст, лет назад (л. н.).

**Древесно-кустарниковые породы**: С — сосна *Pinus sylvestris*, Е — ель *Picea abies*, Б — сумма пыльцы березы *Betula* sp. sp., Ол — то же ольхи *Alnus* sp. sp., Ш — то же широколиственных пород (в том числе: В — вяз *Ulmus* sp. sp., Лп — липа *Tilia cordata*, Д — дуб *Quercus robur*, Гр — граб *Carpinus betulus*, Яс — ясень *Fraxinus excelsior*, Кл — клен *Acer platanoides*), Лщ — лещина *Corylus avellana*, Ив — ива *Salix* sp. sp. **Время**: SA2 — середина, SA3 — конец субатлантического периода (SA; Хотинский, 1977).

ствующих в современных образцах (лишь в субрецентной пробе 6 отмечены споры третьего вида *Sphagnum*; табл. I, *2*). В отличие от пыльцы деревьев споры мхов разносятся на расстояния, измеряемые метрами или десятками метров (Нейштадт, 1957), т. е. сфагновые мхи произрастали (а процессы заболачивания имели место) в непосредственной близости от кургана. Вышесказанное, однако, справедливо в отношении спор не только сфагнов, но и всех высших споровых растений вообще (Нейштадт, 1957). Еще более, нежели споры *Sphagnum*, в спектрах погребенной почвы обильны споры типично лесных видов плаунов *Lycopodium* sp. sp. (табл. I, *4*; *L. clavatum* есть также в современных пробах; табл. I, *8*, *11*) и *Diphasiastrum complanatum*, а также папоротников (табл. I, *5*, *6*); отмечены споры зеленых мхов и *Huperzia selago* (последний в современных пробах отсутствует).[4] Все это не позволяет считать, что в прошлом непосредственное окружение кургана было сильно заболочено. Гораздо вероятнее, что явления заболачивания протекали в масштабе отдельных единиц горизонтальной неоднородности лесного напочвенного покрова (парцелл, микрогруппировок, ценоячеек), что часто наблюдается и в современных сосняках зеленомошной группы типов, особенно в черничниках (Cajander, 1926; Сукачев, 1931; Растительность..., 1980).

Возвращаясь к древесно-кустарниковой палинофлоре, отметим, что для спектров всех образцов погребенной почвы характерно более весомое, нежели в наши дни, участие *Corylus avellana* (табл. II, *9*). Существенно также участие *Tilia cordata* (табл. II, *8*, *12*), которая в спектрах современных проб отсутствует вовсе. Последнее (как и в случае с *Alnus glutinosa*) может косвенно свидетельствовать о несколько более теплом и мягком климате той эпохи (Хотинский, 1977; Гуман, 1978, 1983; Гелета, Спиридонова, 1981, и др.). Однако более вероятно, что *основной причиной исчезновения липы является избирательное уничтожение ее человеком*. Установлено, что липа, вяз и дуб достигли потенциальных северных границ современных ареалов еще в начале—середине суббореального периода, климатически обусловленные колебания границ распространения этих видов в более позднее время не столь значительны (Серебряный, 1971; Хотинский, 1977).[5] Сказанное подтверждается практически одинаковой (притом не самой существенной) ролью *Ulmus* sp. и *Quercus robur* в сложении спектров как погребенных, так и поверхностных проб. Вероятное местообитание вяза — черноольшанники береговой террасы оз. Березно, ввиду невысокой пыльцевой продуктивности этого вида даже малым его участием в спектре пренебрегать нельзя. Дуб присутствует в качестве единичной примеси во 2-м подъярусе сосновых лесов, в том числе и вблизи от кургана (см. выше).

Все сказанное о липе в полной мере касается и граба *Carpinus betulus*, пыльцевые зерна которого обнаружены в обр. 1 (табл. I, *9*) и 3. К концу первой половины позднего голоцена граб достиг на территории бывшего СССР наибольшего распространения, продвинувшись на север до устья р. Нарвы; последующее отступление граба связано как с прогрессирующим распространением более конкурентоспособной (на соответствующих экотопах) ели, так и с антропогенным влиянием (Нейштадт, 1957). Единичные пыльцевые зерна граба в спектрах современных проб 6 и 7, видимо, обусловлены ветровым заносом.

В составе травянистых видов спорово-пыльцевых спектров как в «погребенных», так и в поверхностных пробах преобладающая роль принадлежит *Typha latifolia* (табл. II, *14*, *17*). Наиболее вероятный источник пыльцы — заросли рогоза по берегу оз. Березно. Несколько большее участие *T. latifolia* в спектрах из проб погребенной почвы возможно (хотя и не обязательно) объясняется большей заболоченностью береговой террасы оз. Березно в силу более высокой влажности климата того времени. В пользу сказанного говорит также обнаружение в обр. 3 единичных пыльцевых зерен *Lamiaceae* cf. *Scutellaria galericulata* (околоводный вид), которые в современных пробах не отмечены.

---

[4] В субрецентной пробе 6 отмечены единичные споры cf. *Lycopodiella inundata*, источник заноса которых остается неясным.

[5] Общеизвестен факт произрастания, формирования участков не только порослевых, но и высокоствольных насаждений и периодического цветения липы вблизи от северной границы своего ареала, в заповеднике «Кивач» (юг Карелии), находящемся в пределах подзоны средней тайги.

Важное место в формировании пыльцевых спектров погребенных почв занимают также представители семейств *Cyperaceae*, *Ranunculaceae* (табл. IV, *10—13*, *18*) и *Ericaceae* (cf. *Calluna vulgaris*; табл. II, *13*, *16*), придающие палинофлоре «лесной» облик. Роль *Cyperaceae* и *Ranunculaceae* несколько более «весома», нежели ныне, *Eriaceae* — сходна. Более значимая роль принадлежит и *Chamaenerion angustifolium* (табл. IV, *3*), а также злакам с мелкой пыльцой *Festuca*-типа (cf. *Avenella flexuosa*; табл. III, *13*), что указывает на наличие в прошлом известных площадей необлесенных гарей и вырубок. Присутствие единичных пыльцевых зерен *Rumex acetosella* (табл. III, *8*, *9*) служит индикатором локальной поверхностной эрозии песчаных почв. В современных спектрах присутствует также пыльца рудеральных сорняков — *Plantago* sp. (табл. IV, *17*) и *Artemisia* sp. (табл. III, *16*, *17*), отсутствующая в спектрах погребенных почв, что отражает рост антропогенного влияния в наши дни.

Из прочих травянистых видов отмечены представители сем. *Caryophyllaceae* (из современных проб: *Silene* sp. — табл. II, *15*, *18*; в обр. 7 найдено пыльцевое зерно cf. *Gypsophila fastigiata*), *Rosaceae* (табл. IV, *8*, *14*), *Fabaceae* (табл. IV, *16*), *Apiaceae* (табл. IV, *9*, *15*), подсем. *Asteroideae* сем. *Asteraceae* (из современных проб; табл. III, *14*, *15*). Особое значение (см. ниже) имеют находки в образцах погребенной почвы пыльцы хлебных злаков, гречихи, а также сорняков — *Centaurea cyanus*, представителей сем. *Chenopodiaceae* (табл. II, *10*, *11* — из современных проб) и *Brassicaceae*.

В целом для спорово-пыльцевых спектров погребенных почв характерно десятикратно большее, нежели в современных спектрах, абсолютное и процентное участие споровых видов (40 против 4 %). В процентных спектрах современных проб, безусловно, преобладает пыльца древесных видов (81 %); роль травянистых цветковых сопоставима (14—15 %; см. табл. 1).

Для каждого из видов растений в спектрах не выявлено достоверных (по t-критерию Стьюдента) отклонений какой-либо из вариант от соответствующих средних. Поэтому усреднение данных по отдельным образцам погребенной почвы и составление спектра средних значений представляется корректным. Сказанное справедливо и в отношении поверхностных проб.

По результатам дисперсионного анализа (табл. 1) достоверными оказались следующие различия между спектрами средних значений:

— увеличение абсолютного и процентного содержания пыльцы сосны (здесь и далее — со времени создания кургана к современности);

— снижение абсолютного и процентного содержания спор в целом, а также *Lycopodium* sp. sp. (в этих двух случаях сила влияния фактора времени особенно велика), кроме того, пыльцы лещины и *Ranunculaceae*;

— исчезновение пыльцы липы и кустарниковых берез; появление пыльцы полыни (во всех 3 случаях также особенно велика сила влияния фактора времени) и подорожника;

— увеличение абсолютного числа пыльцевых зерен хлебных злаков (в целом) и снижение соответствующего числа спор *Diphasiastrum complanatum* при недостоверности различий в процентном участии этих таксонов в спектрах;

— увеличение суммарной доли пыльцы древесных растений, а также доли пыльцы *Caryophyllaceae* и *Asteroideae* при недостоверности различий абсолютных значений. Аналогичное справедливо для спор папоротников, а также сфагновых мхов, но эти результаты, скорее всего, проистекают из общей малочисленности спор в «современном» спектре;

— увеличение абсолютного и процентного содержания достоверно определенной пыльцы древесных берез sect. *Albae*. Однако данная закономерность не проявляется при сопоставлении значений *всей* суммы пыльцы *Betula* (с учетом смятой пыльцы), поэтому результат следует считать артефактом.

Снижение абсолютного и процентного содержания пыльцы ели, *Cyperaceae*, *Typha latifolia*, *Chamaenerion angustifolium*, *Lamiaceae*, а также абсолютного (при сходстве процентного) содержания спор зеленых мхов статистически не подтверждаются, хотя и прослеживаются на уровне тенденций. Сказанное отчасти справедливо и для злаков с пыльцой *Festuca*-типа.

Подведем итоги и попытаемся восстановить облик растительности, существовавшей во время создания кургана. В ландшафте, как и теперь, господствовали сосновые леса зеленомошной группы типов, однако они развивались в условиях скорее временно-(сезонно-)избыточного, нежели среднего и недостаточного (как в наши дни) увлажнения. В древостое существовала несколько более существенная, нежели ныне, примесь ели к сосне, травяно-кустарничковый покров был в меньшей степени «засорен» синантропными видами, а в мохово-лишайниковом ярусе была развита мозаика зеленомошных и сфагновых фрагментов, обусловленная различиями положения последних в микро- и нанорельефе (как это и теперь наблюдается в сосняках черничных влажных).

Наряду с сосняками зеленомошными существенную роль в растительном покрове играли отсутствующие ныне сосняки сложные (в понимании В. Н. Сукачева (1931)) с широколиственными породами во 2-м подъярусе древостоя, подлеском из лещины и, возможно, с повышенным участием граминоидов в напочвенном покрове. Такие сосняки могли осваивать более сухие местоположения; их почвы, несмотря на легкий механический состав, могли быть достаточно плодородны (но при этом весьма подвержены эрозии). Современные аналоги подобных лесов наблюдаются в северной и восточной Эстонии (Лаасимер, 1983); возможно, дериватами от них являются также бруснично-орляковые (на супесях) сосняки Лужского р-на Ленинградской обл. (Ниценко, 1960).

Видимо, климат был несколько более влажным, из-за чего имело место более интенсивное заболачивание, в зависимости от положения участка в ландшафте протекавшее по олиготрофному (как и теперь) либо по мезоевтрофному типу. По берегам оз. Березно процветали черноольшанники, а вдоль линии уреза воды — заросли гигрофитов. Заметим, что сочетание сосняков с черноольшанниками очень характерно для побережий Балтики и Финского залива.

Помимо лесов в ландшафте присутствовали участки вырубок и гарей разных лет, как заросшие березой, так и необлесенные (с покровом иван-чая и/или злаков), а также, вероятно, небольшие участки залежных и переложных земель с покровом сероольшанников.

## Оценка возраста кургана и климатических условий по палинологическим данным

Вскрытый слой погребенной почвы не содержал органических остатков в количестве, достаточном для радиоуглеродной датировки. Ранее определен возраст 2 других погребений из этого же комплекса памятников: 470 ± 20 (ЛЕ-4399) и 470 ± 25 г. н. э. (ЛЕ-4397); после калибровки по Стьюэру и Пирсону — соответственно 580 ± 20 и 580 ± 25 г. н. э. (Попов и др., 1991). Однако, по данным археологии, изучаемый курган был насыпан существенно позже. Судя по планиграфии курганной группы в целом, он был создан в числе последних; тип насыпи (одноэтапная, высокая, округлая в плане, с одним захоронением) также характерен для поздней фазы культуры длинных курганов. С учетом общеисторических сведений курган можно датировать концом VIII — 1-й половиной X в. Рассмотрим, как эти цифры согласуются с палинологическими данными.

В табл. 2 приведена корреляция разрезов позднеголоценовых отложений севера Псковской обл. и сопредельных территорий (восточная и средняя Эстония, юг Ленинградской обл., северо-запад Новгородской обл.) по палинологическим данным, учтены лишь древесно-кустарниковые таксоны как наиболее информативные. Данные синхронизированы со схемами периодизации голоценовых отложений по Посту и Нильссону, а также по Блитту—Сернандеру в модификации Н. А. Хотинского (1977). В соответствии с последней схемой анализируемый нами спектр (усредненный по

4 образцам погребенной почвы; см. выше) нужно отнести к середине субатлантического периода (SA), т. е. к зоне SA2, предположительно ближе к ее завершению — к рубежу SA2/SA3.

На территории Восточно-Европейской равнины зоне SA2 соответствует второй верхний максимум содержания пыльцы ели (Хотинский, 1977). В разрезе болота Теосааре в средней Эстонии этот максимум датируется интервалом 1260 ± 65 — 1670 ± 110 лет назад (л. н.) (Ilves et al., 1968), в разрезе озерно-болотной стоянки Наумово на юге Псковской обл. — временем 1510 ± 50 л. н. (Гуман, 1988), в разрезе Тесово-Нетыльского болота в Новгородской обл. — 1590 ± 160 л. н. (Нейштадт и др., 1965; табл. 2). Однако выраженность этого максимума может быть различной. Так, в разрезах озерных и болотных отложений Хааньяской возвышенности на юго-востоке Эстонии максимум ели в указанный период времени не выражен, проявляясь гораздо позже — в первой половине текущего тысячелетия. Это объясняется ранним и интенсивным развитием в этом районе подсечного земледелия, приводившего к сведению ельников (Мяэметс, 1983). Дальнейший переход к пашенному земледелию повлек за собой восстановление ельников и вторичную экспансию ели (Ilves, Mäemets, 1987). С другой стороны, низкое содержание пыльцы ели может быть обусловлено локальными причинами ландшафтно-эдафического характера: обширностью болотного массива, особенностью его внутриландшафтного положения (торфяник на вершине оза) (Малаховский и др., 1983), либо (как в нашем случае) преобладанием песков и супесей, благоприятствующих не ели, но сосне. Видимо, чем-то подобным объясняется и низкое содержание пыльцы ели в отложениях зоны SA2 из расчистки близ д. Лужки на р. Ящере в Ленинградской обл. (Максимов, Савельева, 1997).

Представляется, что максимум ели не выражен и в нашем случае (чтобы утверждать это наверняка, нужно сопоставить спектры либо для ряда образцов из вертикального разреза, чего не допускает специфика объекта, либо для курганов разного возраста). Однако общие тенденции развития растительности той эпохи все же находят отражение в несколько большей, нежели ныне, доля участия ели в спектре. В пользу отнесения спектра к тому или иному отрезку зоны SA2 говорит и наблюдаемая доля участия лещины и широколиственных пород, в частности липы и граба (Нейштадт, 1957; Серебряный, 1971).

Границу SA2/SA3 в пределах северо-запада России принято проводить на уровне снижения кривой ели с одновременным увеличением доли участия пыльцы березы и/или сосны (Валк, 1971; Хотинский, 1977). В нашем случае обе эти древесные породы доминируют в спектре, хотя для сосны (а также ольхи) это объясняется не столько историко-климатическими, сколько сугубо ландшафтными причинами. Согласно М. А. Гуман (1983), рубеж SA2/SA3 маркируется также эмпирической границей появления пыльцы хлебных злаков, сегетальных и рудеральных сорняков; пыльца первых двух из названных групп видов присутствует и в нашем спектре. Заметим, что в скважине донных отложений X-12 в заливе Вярска (Пиррус, Тасса, 1981) пыльца *Rumex*, *Artemisia* и *Plantago* обнаружена на глубине 2.9 м (начало SA2), а пыльца хлебных злаков — на глубине 2.7 м (середина—конец SA2; второй верхний максимум ели). Однако эти результаты вряд ли противоречат данным М. А. Гуман: известно, что в Прибалтике культура земледелия получила развитие раньше, нежели на северо-западе Русской равнины (Лаасимер, 1983, и др.).

Для разреза Теосааре хронологическое положение границы SA2/SA3 определяется датой 1145 ± 65 л. н. (Ilves et al., 1968), для разреза болота Улила — около 1000 л. н. (по данным интерполяции; Ильвес, Савр, 1970), для разреза Пузи на юго-западном берегу Чудского оз. — 1270 ± 50 л. н. (Паап и др., 1981), для стоянки Наумово — 980 ± 50 л. н. (Гуман, 1983). Ориентируясь на эти цифры, *можно датировать погребенную почву кургана концом VIII—началом IX в.*, что согласуется с археологическими предпосылками и отчасти даже уточняет их.

Рассмотрим дендрограмму максимального флористического сходства спектров по критерию Съеренсена—Чекановского (Юрцев, Семкин, 1980), построенную для образцов из разрезов, включенных в корреляционную таблицу (см. рисунок). Спектр, анализируемый нами, проявляет наибольшее сходство с синхронным ему спектром из пойменных отложений р. Плюссы близ д. Брод (Малаховский, 1978) — 81.8 %. Помимо географического соседства их сближает высокий процент пыльцы ольхи (46—50 %). Этот же фактор обусловливает известное *несходство* двух данных спектров со всеми остальными; их включение в общий кластер происходит на уровне связи 76.7 %, тогда как основная часть спектров связывается на уровне 87—89 %. Помимо палинофлоры отложений у д. Брод значимое сходство с изучаемой нами демонстрируют палинофлоры разновременных отложений расчистки 1 близ д. Лужки на р. Ящере (73.3—76.7 %), поверхностных проб из окружения кургана (76.3 %), современных отложений болот Теосааре и Улила (70.1 %), разновременных отложений скважины 1 у геостанции «Железо» на высокой пойме р. Луги (69.1—70.0 %). Следует указать, однако, что и уровень связи 76 % следует считать достаточно высоким, а все палинофлоры в целом — демонстрирующими значительное сходство между собой, обусловленное как тождеством таксономического состава, так и ботанико-географической и флорогенетической однородностью территории.

В пределах диапазона сходства, определяемого вышеназванными факторами, более тесные связи между палинофлорами зачастую отражают не столько синхронность их (палинофлор) формирования, сколько сходство вмещающих их ландшафтов. Об этом свидетельствуют не только перечисленные выше цифры, но и анализ структуры дендрограммы в целом. Иначе говоря, разновременные отложения из разрезов, аналогичных по ландшафтной приуроченности, могут быть более сходны по составу пыльцевого спектра, нежели синхронные отложения из разрезов, приуроченных к несхожим ландшафтам, пусть даже и в пределах региона, небольшого по своей протяженности.

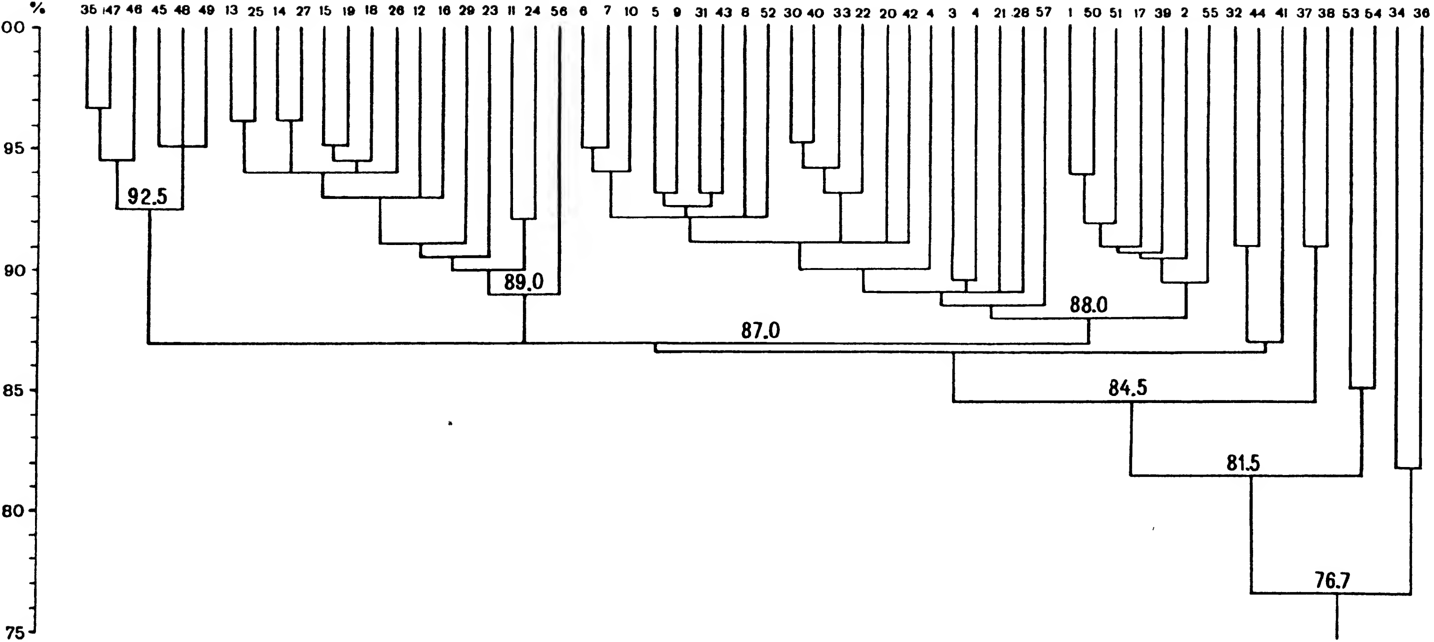
Наконец, оценим климат на момент создания кургана. Известны разные, часто противоречивые оценки климатической обстановки как того времени, так и субатлантической эпохи в целом. Большинство авторов считает, что на фоне общей тенденции к ухудшению климата в Европе, выраженной в снижении среднегодовых температур при одновременном росте влажности (Нейштадт, 1957; Краснов, 1971), в середине периода SA выделяется интервал сравнительного потепления, завершившийся ≈1000—800 л. н. (Монин, Шишков, 1979; Гелета, Спиридонова, 1981). Период с VI по XII вв. часто описывается как «малый климатический оптимум» с более теплым и ровным климатом, нежели ныне.

Изменения влажности при этом носили, скорее, региональный характер, достоверное возрастание континентальности климата прослеживалось лишь в Центральной Европе (Монин, Шишков, 1979). Однако В. И. Турманина (1979), опираясь на данные по динамике гляциальных процессов в Альпах, подразделяет время «малого оптимума» на 2 периода для всей Восточной Европы: 1) V—VIII вв. — увеличение влажности и снижение континентальности климата; 2) VIII—XII вв. — уменьшение влажности при общем потеплении и увеличении континентальности, что нашло свое отражение в летописях (Девятова, 1986).

Сравнительная мягкость климата в эпоху «малого климатического оптимума» позволила океаническим элементам флоры проникнуть под полог ельников в западных районах Русской равнины; по завершении периода SA2 эти виды выпадают из спектров, что согласуется с ходом соответствующих пыльцевых кривых для ряда разрезов в Западной Европе (Гуман, 1983). Для района болота Нигула (юго-запад Эстонии) наиболее благоприятными для развития теплолюбивых видов признаны интервалы 1600—1250 и 1100—900 л. н. (Кофф и др., 1983).

Вслед за «малым климатическим оптимумом» наступил неблагоприятный климатический интервал, известный как «малый ледниковый период», продолжавшийся с XII—XV до середины XIX в. (Монин, Шишков, 1979).

Альтернативным является мнение Н. А. Хотинского (1977), согласно которому начиная с последней трети суббореального периода климатическая обстановка на северо-западе России значимо не менялась. Даже в масштабе всей Северной Евразии



Дендрограмма максимального флористического сходства пыльцевых спектров древесно-кустарниковых таксонов из разрезов севера Псковской обл. и сопредельных территорий по критерию Съеренсена—Чекановского.

Нумерация спектров соответствует нумерации образцов в табл. 2.

вышеупомянутые колебания климата вызывали лишь подвижки горных ледников, не выходя за рамки термогигротической фазы климатического цикла и не оказывая принципиального влияния на растительность. При этом синхронные и однонаправленные (хотя и разномасштабные) изменения температур в различных регионах Северной Евразии сопровождались асинхронными и разнонаправленными изменениями влажности (Klimanov, 1987). К этой точке зрения близка позиция Л. Р. Серебряного (1971), считавшего, что на северо-западе России в субатлантическое время имело место лишь возрастание влажности климата при постоянстве температурных показателей и сходстве их с современными. По данным моделирования (Klimanov, 1987), в интересующий нас период среднегодовые температуры, а также средние температуры июля и января превышали современные менее чем на 1 °С. Количество осадков в Центральном районе России не отличалось от современного, в Карелии — лишь временами превышало его не более чем на 50 мм/год.

Сопоставляя вышеизложенные мнения с полученными нами данными, можно предположить, что на момент создания кургана региональный климат был несколько (но не намного!) более влажным, чем теперь. Об этом говорят:

— более высокая, нежели ныне, доля участия в спорово-пыльцевом спектре черной ольхи и липы, которые считаются индикаторами благоприятных гидротермических условий (Гелета, Спиридонова, 1981), а также *Typha latifolia*;

— обилие спор различных видов *Sphagnum* и присутствие пыльцы кустарниковых берез, указывающие на бóльшую, нежели ныне, активность процессов заболачивания, что особенно важно, учитывая «сухой» характер ландшафта;

— сам облик погребенной почвы: ее значительная (14—36 см) мощность и высокая степень гумусированности при легком механическом составе.

Более высокая влажность климата способствовала его мягкости, как это и теперь наблюдается в восточноприбалтийских районах. Температуры были чуть более высоки, нежели ныне, что благоприятствовало произрастанию широколиственных древесных пород и формированию лесных сообществ, обогащенных неморальными видами. Вряд ли, однако, как летние, так и зимние температуры были намного выше современных. Вероятно, что наблюдаемое нами исчезновение либо ослабление позиций широколиственных пород, а также возможные изменения растительности произошли не только и не столько вследствие изменений климата, сколько *под прямым влиянием человека*, роль которого в трансформации растительности прошедших эпох недооценивается. К данной точке зрения склоняются многие прибалтийские авторы, изучая динамику растительности и ландшафтов в пределах ареалов своих традиционных культур.

## Состав культурной флоры и реконструкция условий земледелия

При просмотре образцов удалось выявить отдельные пыльцевые зерна крупных размеров, которые с уверенностью могут быть отнесены к культурным злакам (группа *Cerealia*). Основой для определения их родовой принадлежности послужила обработка пыльцы сем. *Poaceae*, содержащая описания 39 видов из 33 родов культурных и дикорастущих злаков с фотографиями, выполненными на световом, а для некоторых видов — и на сканирующем электронном микроскопах (Тарасевич, 1983), а также эталонная коллекция препаратов пыльцы современных злаков, хранящаяся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Фоссильные пыльцевые зерна крупных размеров сравнивались с наиболее близкими по морфологическим признакам пыльцевыми зернами современных родов: *Triticum*, *Secale*, *Hordeum*, а также апофита *Elytrigia repens*, отнесенного к этой же группе по размерам пыльцы. Все названные таксоны, кроме величины пыльцевого зерна, объединяет сходство его формы, а также сильная либо значительная смещенность апертуры с широкого конца зерна. По этому признаку в данную группу не включается овес *Avena*, имеющий лишь слегка смещенную апертуру, что сужает круг родов, используемых для сравнения.

Исследование морфологии пыльцы вышеупомянутых современных родов злаков под световым микроскопом указывает на трудноуловимый характер различий между ними. Последние касаются очертания и размеров как апертуры пыльцевого зерна, так и валика, окружающего апертуру, а кроме того, толщины этого валика. Дополнительным признаком для разграничения родов является степень приподнятости апертуры над общей поверхностью зерна; к сожалению, этот признак не всегда прослеживается на фоссильных зернах из-за захоронения их в разных положениях. Чаще всего зерно фоссилизировано так, что апертура видна в плане, из-за чего невозможно измерить высоту ее приподнятости над поверхностью. При слабой же степени фоссилизации зерно более или менее сохраняет объем и может быть рассмотрено в разных положениях.

На основании своих морфологических особенностей единичные пыльцевые зерна *Cerealia*-типа из обр. 4, а также из поверхностных проб 6 и 7 (табл. III, *2—4*) отнесены нами к роду *Hordeum*. Эти зерна односпоровые, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, крупные, длиной 49—52 и шириной 35—40 мкм; пора в очертании округлая, 11.9—14.0 мкм в диам., с ободком, сильно смещена с широкого конца зерна; отверстие поры 3.9—5.0 мкм, в очертании округлое; ободок поры отчетливый, с хорошо очерченным слабоволнистым наружным краем; оперкулум отсутствует. Экзина 1.3—1.6 мкм толщиной, бугорчатой скульптуры; поверхность зерна волнистая; стерженьковый слой при иммерсии почти неразличим. Наибольшее сходство обнаруженные пыльцевые зерна демонстрируют с таковыми двурядного ячменя *H. distichon* (табл. III, *6*); на фотографии хорошо различимо строение апертуры, близкое к описанному.

Согласно археологическим данным, ячмень наряду с мягкой пшеницей *Triticum vulgare* преобладал в посевах зерновых в пределах всей восточноевропейской лесной полосы вплоть до начала—середины нынешнего тысячелетия, что подтверждается неоднократными находками зерен этого вида в различных захоронениях (Кирьянов, 1959; Краснов, 1971).

Одно из двух пыльцевых зерен *Cerealia*-типа из поверхностной пробы 5 как по форме и размерам, так и по характеру апертуры, окруженной узким и слабо выраженным ободком, может быть сравнимо с пыльцой *Elytrigia repens* (табл. III, *5*); весьма вероятен ее занос из поймы р. Яни или из близкорасположенной деревни. Другое крупное пыльцевое зерно (табл. III, *1*) определено как *Secale cereale*. Оно имеет вытянуто-эллипсоидальную форму, 55 мкм дл. и 40 мкм шир., с округлой ободковой порой диаметром ≈ 11 мкм, сильно смещенной с широкого конца зерна; отверстие поры диаметром ≈ 3.6 мкм, с неровным краем. Экзина 1.2 мкм толщ., поверхность ее мелкобугорчатая. От пыльцевых зерен *Hordeum*, описанных выше, данное зерно отличается своей формой, а также несколько меньшими размерами поры и более сильной ее смещенностью с широкого конца зерна, что характерно лишь для рода *Secale* в отличие от всех прочих изученных нами родов культурных злаков бывшего СССР (*Triticum*, *Hordeum*, *Oryza*, *Zea*, *Sorghum*, *Avena*).

На момент отбора проб ржаное поле находилось в 0.7 км от кургана. Отсутствие пыльцы ржи в образцах погребенной почвы закономерно, поскольку до XIII в. н. э. этот вид не возделывался на северо-западе России в качестве самостоятельной зерновой культуры, вероятно, будучи распространен лишь в качестве примеси в посевах пшеницы и ячменя (Кирьянов, 1959; Краснов, 1971).

Наряду с пыльцой *Cerealia* в обр. 4 (погребенная почва) и 6 (современная проба) отмечены пыльцевые зерна *Fagopyrum*, по своей морфологии сходные с двумя видами этого рода: культурным *F. esculentum* (крупные зерна; табл. IV, *1*) и сорным *F. tataricum* (мелкие зерна; табл. IV, *4—7*). До последнего времени гречиха возделывалась на пасеке в д. Березно. Что до *F. tataricum*, то этот вид по всей Восточной Европе считается редким и сугубо адвентивным, встречающимся преимущественно в посевах культурной гречихи, гораздо реже ржи и овса (Цвелев, 1996). Ранее пыльца от *F. tataricum* отмечалась в позднесубатлантических (начиная с X—XI в.) слоях озерно-болотной стоянки Наумово (юг Псковской обл.; Гуман, 1978, 1983; Гуман, Хотинский, 1981). Возможно, подобная мелкая пыльца при более подробном исследовании также окажется принадлежащей *F. esculentum*. В эталонном препарате культурной гречихи (табл. IV, 2) были отмечены как типичные крупные зерна, так и более мелкие, сходные по размерам с ископаемыми зернами cf. *F. tataricum*. Такая разноразмерность пыльцевых зерен может быть обусловлена гетеростилией (Лозина-Лозинская, 1936), поэтому для окончательного отнесения мелких пыльцевых зерен *Fagopyrum* к *F. esculentum* либо *F. tataricum* необходимы более тщательные исследования на сканирующем электронном микроскопе для выявления дополнительных признаков. В любом случае факт возделывания гречихи народом культуры длинных курганов весьма любопытен, поскольку указывает на наличие южных историко-культурных и/или торговых связей.

В заключение рассмотрим вопрос о системах земледелия, практиковавшихся народом культуры длинных курганов. По общему мнению, это могло быть лишь подсечное земледелие (Конецкий, 1989), присущее большинству народов лесной полосы Европы вплоть до начала средневековья включительно (Петров, 1968; Краснов, 1971). До самого начала XX в. практика подсечно-огневого земледелия сохранялась в Новгородской обл. (Сеннов, 1984), Карелии и Финляндии (Cajander, 1926). При пожоге леса (срубленного либо засушенного на корню) помимо расчистки участка под посев достигался еще ряд преимуществ: на 1—2 года посевы избавлялись от сорняков благодаря выгоранию их семян (Петров, 1968), улучшался режим минерального питания растений вследствие раскисления почвы, увеличения содержания в ней обменных оснований, улучшения температурного режима и режима доступности соединений азота (Рейнтам, Моора, 1983); лишь на 2-й год почву нужно было рыхлить; от 1 до 3 лет пшеница и ячмень давали элитные урожаи (Краснов, 1971). В дальнейшем плодородие почвы резко снижалось вследствие выноса питательных веществ, при пожоге перешедших из связанных форм в подвижные (Рейнтам, Моора, 1983). Участок истощался и забрасывался на 15—25 лет; за это время поле зарастало лесом или кустарником, восстанавливавшим свойства почвы, близкие к исходным. В отсутствие рала, сохи или плуга такая агротехника была наиболее рентабельной, а зачастую и единственно возможной.

В нашем случае практика подсечного земледелия подтверждается значительным участием в пыльцевом спектре погребенной почвы древесных берез (4.4 %, с учетом смятой пыльцы — не менее 15.2 %), злаков с мелкой пыльцой *Festuca*-типа (6.8 % против 3.3 в современном спектре) и *Chamaenerion agustifolium* (3.0 % против 1.1). Типичный путь восстановления леса после подсеки — формирование вторичного березняка (Сейбутис, 1982; Лаасимер, 1983) через временное кипрейно- или вейниково-паловое травянистое сообщество.

Однако для восстановления коренных типов леса требуется длительный отрезок времени, зачастую измеряемый столетиями и многократно превышающий время перелога. Многократные повторные подсеки вели к активизации подзолообразования (Лаасимер, 1983), к необратимому изменению гумусового состояния почвы и, как следствие, к ее деградации (что особенно характерно для легких — песчаных и супесчаных — почв), а вследствие этого — и к трансформации растительности (Дюшофур, 1970; Чертов, 1981; Рейнтам, Моора, 1981).

Почвы сосняков сложных, существовавших в окружении кургана, могли отличаться повышенным плодородием (при повышенной же «ранимости»; см. выше) и потому быть особо привлекательны для земледелия. Нельзя исключить, что вероятная смена сосняков сложных существующими ныне брусничными произошла не столько в силу изменений климата, сколько под влиянием подсечного земледелия либо в силу совокупного эффекта обеих причин.[6]

Однако *подсечная система земледелия не была для длиннокурганной культуры единственной.* Известна корреляция между наличием железных серпов и тяглового скота и практикой *пахотного* земледелия (Краснов, 1971). Как серпы, так и скелеты лошадей не раз обнаружены в длинных курганах; по нашим данным, гипотеза Ю. А. Краснова подтверждается также присутствием сегетальных сорняков и изобилием *Alnus incana* в пыльцевых спектрах погребенной почвы.

---

[6] В юго-восточной Эстонии, где земледельческая культура развилась намного раньше, такая смена началась еще в суббореальное время (Лаасимер, 1983).

Из сегетальных сорняков в первую очередь отметим *Centaurea cyanus*, пыльцевые зерна которого отмечены как в «погребенном» обр. 4 (табл. III, *7*, *10*), так и в современном обр. 6 (табл. IV, *11*, *12*). Существуют находки пыльцы и макроостатков этого вида из Центральной и Северо-Западной Европы, датируемые верхним дриасом, что позволяет предполагать наличие одной из первичных экологических ниш *C. cyanus* в перигляциальной зоне. Однако затем пыльца василька надолго исчезает из голоценовых отложений Европы, вновь появляясь синхронно с появлением пыльцы хлебных злаков в суббореальное (для юга Скандинавии) либо субатлантическое (для Русской равнины) время (Гуман, Хотинский, 1981). С учетом современной экологии *C. cyanus* (специализированный сорняк посевов ржи) этот вид считается индикатором пашенной культуры. Выживание василька на подсеках маловероятно в силу как выгорания семян, так и конкурентного давления со стороны иван-чая и длиннокорневищных злаков после забрасывания подсеки. Сказанное справедливо и для сегетально-рудеральных однолетников из сем. *Chenopodiaceae* (обр. 2, 4) и *Brassicaceae* (обр. 3): существование всех этих видов предполагает наличие пахотных земель (хотя бы и незначительных по площади).

Спектр местообитаний серой ольхи *Alnus incana* преимущественно связан со старопахотными землями (Юркевич и др., 1963; Ниценко, 1969; Сеннов, 1984; Василевич, 1985). Первичные экотопы *A. incana*, приуроченные к умеренно переувлажненным суглинкам и глинам склонов и днищ оврагов, логов и долин лесных ручьев, в исследуемом районе отсутствуют. Сероольшанники вдоль р. Яни также несомненно вторичны, учитывая близость пашни. Возможно произрастание ольхи на супесчаной почве, в том числе и под пологом сосняка (что и наблюдается от Валдая до севера Карелии), однако в этих условиях рост ее угнетен, цветение редко, подлесок никогда не смыкается. Формирование сероольшанников на подсеках в нашем случае также маловероятно: на легких почвах с влагоемкостью, близкой к провальной, ольха менее конкурентоспособна, нежели береза. Для нормального существования ольхе необходим водоупор, либо скальный или плотнощебнистый (как на карельских сельгах и озах), либо суглинистый, в виде хотя бы тонкой прослойки, образующейся после оборота пласта (см.: Полянская и др., 1935/1937).

Среднее содержание достоверно определенной пыльцы *A. incana* в спектрах погребенной почвы кургана составляет 3.8 %, еще 24.2 % приходится на неопределенную до вида (смятую) пыльцу ольхи (в современных спектрах — соответственно 4.2 и 15.1 %). Анатомо-морфологические различия в строении пыльцы *A. incana* и *A. glutinosa* не столь велики, чтобы обусловливать ее различную сохранность. Разделив число смятых пыльцевых зерен ольхи в той же пропорции, в которой соотносятся количества достоверно определенной пыльцы *A. incana* и *A. glutinosa* — 3.8/18.4 (в современных пробах 4.2/12.4), получим 0.21(0.34). Помножив эти коэффициенты на соответствующие количества смятой пыльцы, в обоих случаях получим еще 5.1 % возможного участия *A. incana*. Итоговое оценочное участие данного вида — 8.9 и 9.3 % соответственно для погребенной почвы и поверхностных проб. Видно, что эти цифры *вполне сопоставимы* — и это при изобилии сероольшанников на залежах в современном окружении кургана. Для сравнения: в субатлантических (SA2) спектрах Карелии, где пахотное земледелие в VIII—IX вв. заведомо не практиковалось, доля участия *обоих видов ольхи* в спектрах составляет: для юга Карелии — 7—8, для юго-запада — 6, для прочих районов (где *A. glutinosa* редка либо отсутствует) — ⩽5 % (Елина, 1981).

При свободном росте *A. incana* начинает «пылить» в 10—15 лет (Гроздов, 1952), в насаждении — несколько позже. Это не противоречит оценкам Ю. А. Краснова (1971), предполагавшего наличие у культур раннего железа переложного (а не залежного) земледелия с длительностью перелога 15—20 лет. Итак, в конце VIII—

начале IX в. вблизи кургана, вероятно, присутствовали старопахотные (переложные или залежные) земли, т. е. имело место *не только подсечное, но и пахотное земледелие*, что подтверждается находкой пыльцы *Centaurea cyanus* и согласуется с гипотезой Краснова. До сих пор внедрение пахотного земледелия на северо-западе России датировалось X—XII вв. и связывалось с появлением славян (Кирьянов, 1959; Гуман, 1978, 1983; Гуман, Хотинский, 1981).

Авторы признательны А. В. Петрову, В. Ю. Соболеву и учащимся Сланцевской специальной школы за помощь при организации и проведении раскопок, Г. И. Клейменовой и Д. Б. Малаховскому (СПбГУ) за ценные консультации в процессе написания статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Березина Н. А., Тюремнов С. Н.* О сохранности пыльцы в отложениях голоцена // Вестн. МГУ. 1967. Сер. VI. Биология, почвоведение. № 4. С. 74—86.

*Валк У.* Об изменении климата Эстонии в голоцене (по материалам изучения торфяных болот) // Палинология голоцена. М., 1971. С. 43—52.

*Василевич В. И.* Классификация сероольшатников северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

*Гелета И. Ф., Спиридонова Е. А.* Опыт восстановления климата голоцена по данным палинологии методами многомерного статистического анализа // Палинология плейстоцена и голоцена. Л., 1981. С. 52—70.

*Геоботаническое* районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л., 1989. 64 с.

*Геоморфология* и четвертичные отложения северо-запада европейской части СССР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1969. 256 с.

*Гроздов Б. В.* Дендрология. М.; Л., 1952. 436 с.

*Гуман М. А.* Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1415—1429.

*Гуман М. А.* Антропогенные изменения растительности покрова центральных районов Русской равнины в голоцене (по палинологическим данным): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1983. 24 с.

*Гуман М. А., Хотинский Н. А.* Антропогенные изменения растительности центра Русской равнины в голоцене (по палинологическим данным) // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М., 1981. С. 7—19.

*Девятова Э. И.* Природная среда и ее изменения в голоцене (побережье севера и центра Онежского озера). Петрозаводск, 1986. 110 с.

*Дюшофур Ф.* Основы почвоведения. Эволюция почв. М., 1970. 591 с.

*Елина Г. А.* Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 159 с.

*Кирьянов А. В.* История земледелия Новгородской земли X—XV вв. (по археологическим материалам) // Тр. Новгород. археологической экспедиции. М., 1959. Т. 2. С. 306—352.

*Конецкий В. Я.* Некоторые вопросы исторической географии Новгородской земли в эпоху средневековья // Новгородский исторический сборник. М., 1989. № 3(13). С. 3—19.

*Кофф Т., Илометс М., Пуннинг Я.-М.* О возможностях восстановления палеоклиматических изменений на основе изучения динамики развития растительности (на примере верхового болота Нигула, юго-западная Эстония) // Человек, растительность и почва. Тарту, 1983. С. 125—144.

*Краснов Ю. А.* Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы: II тысячелетие до н. э.—первая половина I тысячелетия н. э. М., 1971. 168 с.

*Куприянова Л. А.* Сем. *Betulaceae* Gray s. str. // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. С. 60—65.

*Лаасимер Л. Р.* Об истории антропогенных растительных сообществ на территории Эстонии // Человек, растительность и почва. Тарту, 1983. С. 5—25.

*Лакин Г. Ф.* Биометрия. 4-е изд. М., 1990. 352 с.

*Левковская Г. М.* Современные представления о способах подсчета результатов спорово-пыльцевого анализа четвертичных отложений и построения диаграмм // Проблемы палеогеографии. Л., 1965. С. 237—259.

*Лозина-Лозинская А. С.* Род *Fagopyrum* Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 702—704.

*Максимов Е. В.*, *Савельева Л. А.* Разрез голоценовых отложений в среднем течении р. Луги: трудности хронологической привязки // Вестн. СПбГУ. 1997. Сер. 7. Геология, география. Вып. 1(7). С. 106—112.

*Малаховский Д. Б.* Рельеф и некоторые вопросы палеогеографии плейстоцена Лужской возвышенности и юго-восточной части Псковско-Чудской котловины // Геоморфология и новейшая тектоника. Л., 1978. С. 78—79.

*Малаховский Д. Б.* Некоторые вопросы развития гидрографической сети Лужской возвышенности и восточного побережья Псковско-Чудского озера в позднеледниковье и голоцене // Донные отложения Псковско-Чудского озера. Таллин, 1981. С. 134—142.

*Малаховский Д. Б.*, *Спиридонова Е. А.*, *Денисенков В. П. и др.* Результаты изучения торфяника на вершине оза у г. Острова и некоторые вопросы палеогеографии голоцена Псковской области и юго-востока Эстонии // Вестн. ЛГУ. 1983. № 18. Геология, география. Вып. 3. С. 53—60.

*Мелехов И. С.* Лесоведение. М., 1980. 408 с.

*Микляев А. М.* О ландшафтной приуроченности некоторых археологических памятников на северо-западе СССР // Первобытный человек и природная среда. М., 1974. С. 231—234.

*Монин А. С.*, *Шишков Ю. А.* История климата. Л., 1979. 407 с.

*Мяэметс Х. А.* Палинологические и радиоуглеродные данные о послеледниковой истории Хааньяской возвышенности (ЭССР) // Человек, растительность и почва. Тарту, 1983. С. 98—111.

*Нейштадт М. И.* История лесов и палеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.

*Нейштадт М. И.*, *Крупенина Л. А.*, *Девирци А. Л. и др.* Тесово-Нетыльское болото Новгородская область) // Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. М., 1965.

*Ниценко А. А.* Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1960. № 21. Биология. Вып. 4. С. 22—32.

*Ниценко А. А.* К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 1. С. 3—13.

*Паап Ю.*, *Вески Р.*, *Палу В.* О геологии оз. Лахпера и составе его отложений // Донные отложения Псковско-Чудского озера. Таллин, 1981. С. 94—114.

*Петров В. П.* Подсечное земледелие. Киев, 1968. 228 с.

*Пиррус Р.*, *Тасса В.* Геология месторождения сапропеля в заливе Вярска // Донные отложения Псковско-Чудского озера. Таллин, 1981. С. 82—93.

*Полянская О. С.*, *Корнилов М. Ф.*, *Трутнев А. Г.* Почвенно-геоботаническое исследование на территории колхозов Крестецкого района // Тр. БИН АН СССР. 1935/1937. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 2. С. 491—608.

*Попов С. Г.*, *Свеженцев Ю. С.*, *Зайцева Г. И.* Радиоуглерод и дендрохронология как система абсолютного датирования Новгорода и археологических памятников Новгородской земли // Материалы по археологии Новгородской земли: 1990 г. М., 1991. С. 169—182.

*Пыльцевой* анализ. М., 1950. 533 с.

*Растительность* европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

*Рейнтам Л. Ю.*, *Моора Т. Х.* О влиянии подсечного земледелия на свойства почв // Человек, растительность и почва. Тарту, 1983. С. 145—153.

*Сарв А.*, *Ильвес Э.* О возрасте голоценовых отложений приустья р. Эмайыги (по материалам изучения разреза Савику) // Изв. АН ЭССР. Химия, геология. 1975. т. 24. № 1. С. 64—69.

*Сейбутис А. А.* Важнейшие черты развития голоценовой растительности в Прибалтике // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 162—168.

*Сеннов С. Н.* Уход за лесом (экологические основы). М., 1984. 128 с.

*Серебряный Л. Р.* Динамика распространения некоторых древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время // Палинология голоцена. М., 1971. С. 17—31.

*Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М.; Л., 1931. 328 с.

*Тарасевич В. Ф.* Сем. *Poaceae* Barnh. — Злаки, мятликовые // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1983. С. 158—177.

*Турманина В. И.* Пути восстановления природных условий последнего тысячелетия и основные результаты // Ритмы гляциальных процессов. М., 1979. С. 24—55.

*Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

*Цвелев Н. Н.* Род Гречиха — *Fagopyrum* Mill. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 135—136.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

*Чертов О. Г.* Экология лесных земель. Л., 1981. 192 с.

*Шеффе Г.* Дисперсионный анализ. М., 1963. 628 с.

*Эрдман Г.* Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию). М., 1956. Т. 1: Покрытосеменные. 486 с.

*Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Парфенов В. И.* Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск, 1963. 142 с.

*Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

*Cajander A. K.* The theory of forest types // Acta Forest. Fenn. 1926. Vol. 31. P. 1—124.

*Ilves E., Mäemets H.* Results of radiocarbon and palynological analyses of coastal deposits of lakes Tuuljärn and Vaskna // Palaeohydrology of the temperate zone. Tallinn, 1987. Vol. 3: Mires and lakes. P. 108—130.

*Ignatov M. S., Afonina O. M.* Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—85.

*Klimanov V. A.* About climatic changes in the northern part of the East-European plain // Palaeohydrology of the temperate zone. Tallinn, 1987. Vol. 3: Mires and lakes. P. 23—37.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Институт природного и культурного наследия МК РФ — РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1999

## SUMMARY

Vegetation image, climatic parameters, and principal features of agricultural technology were reconstructed for the northern part of the Pskov region (Nort-West Russia) at the end of the 1st millenium A. D. by means of pollen analysis of buried soil; the latter was taken from the Beryozno-I cemetery mound, created by a pre-Slavonian culture of the «long-mound people». The pollen spectra of the buried soil samples were compared with the recent spectra from the same area by means of one-way ANOVA. The vegetation of the area of the studied age is characterized by a combination of feathermoss pine forests, pine forests enriched in nemoral species of trees and shrubs (*Tilia*, *Corylus*), peatmoss bogs, and black alder swamps, typical of present-day East Estonia and coasts of the Gulf of Finland. The mound is aged as late VIII—early IX cent. A. D. According to the existing palaeoclimatic models, briefly reviewed in the paper, the given period of time is principally similar to the present day in most parameters of air temperature and humidity. Hence, the observed vegetation changes seem to have happened due to man's impact. The composition of cultivated (and also weed) pollen flora is being analysed; diagnoses for determination of *Cerealia* pollen grains at a genus level are given. The long-mound people practiced not only burning for cropping purposes but also ploughing; the latter is indicated by the presence of pollen of *Centaurea cyanus* and high proportion of gray alder pollen.

УДК 581.4 : 581.151 : 582.999

© Н. С. Ростова

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИСТЕМЫ КОРРЕЛЯЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ. 2. ПОПУЛЯЦИИ ВИДОВ РОДА *LEUCANTHEMUM* (*ASTERACEAE*) В ПРИРОДЕ И В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

N. S. ROSTOVA. THE VARIABILITY OF CORRELATION SYSTEMS BETWEEN MORPHOLOGICAL CHARACTERS. 2. POPULATION OF THE SPECIES OF THE GENUS *LEUCANTHEMUM* (*ASTERACEAE*) GROWING IN NATURAL AND CULTURAL CONDITIONS

На примере корреляций признаков побега у 3 видов рода *Leucanthemum* показано влияние условий местообитания популяций и видовой специфики на уровень общей и согласованной изменчивости исследованных признаков, на структуру их связей в индивидуальной и межпопуляционной изменчивости. Исследование растений этих видов, выращенных из семян карпатских популяций, подтвердило их видовую специфику, а также особенности изменчивости исследованных признаков и структуры связей между ними. В условиях культивирования сократился размах изменчивости большинства признаков побега, кроме формы и размеров листьев. Показана применимость использованного комплекса характеристик для описания обнаруженного в пределах потомства растений одной популяции *Leucanthemum vulgare* разнообразия по форме листьев. Сравнение продемонстрировало, что структура связей признаков листьев в индивидуальной и метамерной изменчивости значительно различается.

Ключевые слова: изменчивость, корреляции, *Leucanthemum*.

Сравнительному анализу корреляций в естественных популяциях растений (в отличие от изученности в этом отношении культурных форм) посвящено относительно небольшое количество работ. В ряде исследований отмечаются различия лишь между отдельными коэффициентами корреляции без рассмотрения полных матриц и общих изменений системы связей.

Наиболее подробное сравнительное описание корреляционных матриц приведено в работах В. М. Шмидта (1963) на представителях рода *Odontites*, Р. Л. Берг, Л. Д. Колосовой (1971), Л. Д. Колосовой (1971а, б, 1973) на видах рода *Veronica*, Э. Х. Гинзбургом и Е. Я. Мирошниченко (1978) у *Poa pratensis* L. Авторы этих исследований не применяли каких-либо специальных методов количественной оценки обнаруженных различий, отмечая наиболее общие тенденции изменений. В работах американских ботаников-эволюционистов J. Clausen, Hiesey (1960) и V. Grant (1971, 1975) использованы некоторые сходные приемы сравнительного описания системы корреляций у близких внутривидовых форм (включая использование сечений корреляционного цилиндра).

Исследуя изменчивость признаков листьев робуроидных дубов Кавказа, Ю. Л. Меницкий (1966, 1971) обнаружил, что дивергенция популяций по ковариационным матрицам оказалась значительно меньше, чем по средним значениям, и, по мнению автора, в большей степени обусловлена различиями в размахе варьирования. Анализ приведенных данных показал, что при разных масштабах изменений увеличение различий по обоим показателям происходит параллельно, и максимальные отличия характерны для популяций реликтового *Quercus hartwissiana* Stev.

Попытка ввести некоторые приемы количественного сравнения корреляций признаков листьев у нескольких видов декоративных древесных при их исследовании в разных географических точках (в том числе при интродукции в Хибинах) сделана в работе А. В. Кузьмина (1988). Автор предлагает ввести характеристики системы связей: «корреляционная плотность» и «расходимость», которые определяются как средние арифметические положительных и отрицательных коэффициентов корреляции. Несмотря на искусственность такого разделения, автору удалось обнаружить некоторые общие тенденции: повышение силы связей между исследованными признаками в периоды наиболее интенсивного роста листьев, а также в неблагоприятных условиях.

В некоторых работах без специального анализа и количественной оценки описаны различия между популяциями или близкими таксонами по корреляциям исследованных авторами морфологических признаков (Haber, 1984 — *Pyrola minor* L., *P. asarifolia* Michx. и гибриды между ними; Абдуразакова, 1985 — 4 вида рода *Primula*; Пеев, 1985 — популяции *Dactylis glomerata* L. subsp. *glomerata*; Kirsten, Van Delden Wilke, 1987 — популяции *Plantago lanceolata* L. из разных местообитаний; Platenkamp, Shaw, 1992 — потомства из 2 контрастных популяций *Anthoxanthum odoratum* L.).

M. Grant, J. Antonovics (1978) описали различия в корреляциях по 15 морфологическим признакам между 3 популяциями *Anthoxanthum odoratum*. В периферической популяции отмечено снижение дисперсии исследованных признаков и силы связей между ними (по сравнению с центральной).

Исследование В. И. Полуяновой (1985) 2 популяций *Hieracium pilosella* L. показало, что в более «молодой» и находящейся, по мнению автора, в более благоприятных условиях большинство корреляций выражено сильнее (что вполне согласуется с увеличением размаха изменчивости).

В работе В. И. Полуяновой и Е. Л. Любарского (1985) проанализированы корреляции между числом, массой и размерами листьев и побегов в разных популяциях *Potentilla anserina* L. и *Lysimachia nummularia* L. У обоих видов условия местообитания влияют не только на средние значения исследованных признаков, но и на их изменчивость, а также на уровень и структуру связей.

L. Venable, A. Burquez (1989, 1990) на 6 популяциях *Heterosperma pinnatum* (*Asteraceae*) в природных условиях и в семьях потомств изучали изменчивость и корреляции признаков семянок, соцветия и всего растения. Авторы приводят результаты сравнения внутри- и межпопуляционных корреляций, фенотипических и генетических корреляций, а также гипотетической корреляционной матрицы.

Исследование A. A. Siddiqui с соавт. (1993) видов рода *Terminalia* показало сильную скоррелированность всех размерных характеристик листьев и устьиц на них, сходную в фено- и в генотипической изменчивости.

Т. С. Николаевская (1994), Г. С. Олимпиенко с соавт. (1999) описали особенности корреляций в разных поколениях после индуцированного мутагенеза в популяции *Festuca pratensis* Huds. Как основной сравниваемый показатель приводится «число пар коррелирующих признаков» (без указания конкретных признаков, а также различий по силе связей).

R. Ecker с соавт. (1994) исследовали генетические и фенотипические корреляции прироста, длины междоузлия, диаметра побега, ширины листа, длины периода всходы—цветение у родительских форм и гибридов *Eustoma grandiflorum* Shinn. (*Gentianaceae*). В генетической изменчивости сохраняется основное направление различий, характерных для родительских форм. В фенотипической изменчивости наиболее стабильны корреляции прироста, числа и длины междоузлий; по-видимому, в основе этих зависимостей лежат общие морфогенетические закономерности, не нарушаемые при гибридизации.

Исследование популяций ксерофитного растения *Cakile edentula* (Bigel.) Hook. var. *lacustris* (Dudly, 1996a, b) из местообитаний, различающихся по влажности, включало характеристики транспирации и фотосинтеза, биомассы, площади пластинки листа, фенотипические и генетические корреляции между ними в природных и контролируемых условиях. Автор указывает, что только в условиях дефицита влаги проявлялась значительная положительная корреляция между эффективностью использования воды и площадью листьев. В то же время эволюция приспособленности к дефициту влаги происходила на основе повышения эффективности использования воды параллельно с сокращением площади листьев, что выявляется лишь при сравнении популяций, т. е. межпопуляционные связи отличаются не только от фенотипических, но и от генотипических внутрипопуляционных.

В предыдущем сообщении (Ростова, 1999) были рассмотрены подходы к сравнительному анализу систем связей у разных объектов или в различающихся условиях. На примере естественных популяций *Leucanthemum vulgare* Lam. детально показаны последовательные этапы анализа в соответствии с предложенным автором эвристическим подходом к проблеме количественной оценки сходства корреляционных матриц. Анализ популяций из разных географических точек и типов местообитания показал, что различия уровня и структуры связей между признаками побега у этого вида определяются главным образом особенностями местообитаний. В более благоприятных условиях увеличиваются размеры побега и его частей, снижаются изменчивость и сила связей между исследованными признаками.

Целью данного сообщения является анализ и сравнение особенностей общего и согласованного варьирования у 3 видов рода *Leucanthemum* L. из естественных популяций на территории Украинских Карпат и в условиях посева, в индивидуальной и межпопуляционной, а также в индивидуальной и метамерной изменчивости.

## Материал и методика

Для сравнительного анализа изменчивости широко распространенного вида *Leucanthemum vulgare* Lam. и двух эндемичных карпатских видов этого рода — *L. waldsteinii* (Sch. Bip.) Pouzar (= *L. rotundifolium* (Waldst. et Kit.) DC.) и *L. subalpinum* (Schur) Tzvel. — использованы растения, собранные в Карпатах в окрестностях с. Шепот (база Черновицкого государственного университета), на территории Карпатского заповедника около г. Ворохта (Говерлянский массив) и на прилегающих территориях (Яблоницкий перевал, хребет Драгобрат и др.).

Выборки *L. vulgare* собраны в лесном поясе, в большинстве случаев в непосредственной близости к местам произрастания *L. waldsteinii*, но в более открытых местообитаниях (в 5 пунктах, 29 выборок, 11 000 растений). *L. waldsteinii* растет преимущественно в лесном поясе, в затененных и влажных местах. Среди 17 выборок *L. waldsteinii* (из 6 пунктов, 1200 растений) лишь одна собрана на вырубке и две — выше лесного пояса: склон горы Говерла и хребет Шпицы (массив Черногора, к югу от полонины Пожижевская; рядом с популяцией *L. subalpinum*). *L. subalpinum* в пределах Украинских Карпат известен и был собран из двух точек: на хребтах Шпицы (массив Черногора) и Драгобрат (около г. Близница), 1600—1800 м над ур. м., на разных участках крутых каменистых склонов (всего 11 выборок, 810 растений).

Сравнение популяций разных видов проводили по всем выборкам, а для корреляционного анализа были отобраны выборки объемом от 40 до 200 растений (1 побег с растения).

Подробное исследование, включавшее не только дефинитивные размеры основных частей побега, но и динамику их формирования, провели при выращивании растений всех 3 видов на опытных делянках Биологического НИИ Санкт-Петербургского государственного университета в Старом Петергофе. Семена (из сборов в Карпатах) проращивали в чашках Петри и проростки высаживали в пикировочные ящики, а затем — на делянки (10 см между растениями в ряду, 30 см между рядами). Сохранение порядка размещения растений позволило получить полную характеристику каждого из них от начальных этапов роста до конца 2-го года жизни. Учет признаков побега, аналогичных использованным для природных популяций, у растений *L. vulgare* проводили в 1-й, у растений карпатских эндемиков — во 2-й год жизни. Всего в эксперименте было 472 растения *L. vulgare*, 168 — *L. waldsteinii*, 171 — *L. subalpinum*.

Растения *L. vulgare* были представлены 3 вариантами: 1) общий сбор, 2) потомство от 5 растений с наиболее темной (темно-коричневой) каймой на листочках обертки, 3) потомство от 5 растений с наиболее светлой (желто-зеленой) каймой листочков обертки.

У 95 растений *L. vulgare* провели более детальное исследование изменчивости формы и размеров листьев; анализировали по 3 листа с каждого растения. В специально сформированной выборке из 20 растений с наиболее различающейся формой пластинки листа исследовали от 4—6 до 9 листьев с каждого.

Всего в исследовании было использовано 36 признаков и 10 вычисленных по ним индексов (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Исследованные признаки 3 видов рода *Leucanthemum*

| № | Признак | Обозначение |
|---|---|---|
| 1 | Общая высота побега, см | $H$ |
| 2 | Число листьев на побеге | $N_l$ |
| 3 | Длина максимального листа на побеге, мм | $l_l$ |
| 4 | Ширина максимального листа на побеге, мм | $w_l$ |
| 5 | Число зубцов на 2 см края листа | $z$ |
| 6 | Удлиненность листа = $l_l/w_l$ | $l/w$ |
| 7 | Длина верхнего междоузлия | $h_1$ |
| 8 | Относительная длина верхнего междоузлия = $h_1/H$ | $h_1\%$ |
| 9 | Длина среднего междоузлия = $(H - h_1)/(b - 1)$ | $h$ |
| 10 | Число узлов без боковых побегов (от основания) | $sh_0$ |
| 11 | Относительный уровень ветвления = $sh_0/N_l$ | $sh_0\%$ |
| 12 | Число язычковых цветков на центральном соцветии | $fl$ |
| 13 | Диаметр диска центрального соцветия, мм | $di$ |
| 14 | Фенофаза центрального соцветия, баллы | $ph$ |
| 15 | Окраска каймы листочков обертки, баллы | $q$ |
| 16 | Интенсивность антоциановой окраски побега, баллы | $a$ |
| 17 | Интенсивность опушения побега, баллы | $pb$ |
| 18 | Длина отгиба язычка, мм | $t_1$ |
| 19 | Ширина отгиба язычка, мм | $t_2$ |
| 20 | Диаметр ложа соцветия на срезе, мм | $s_1$ |
| 21 | Толщина ложа соцветия на срезе, мм | $s_2$ |
| 22 | Удлиненность язычка = $t_1/t_2$ | $t/t$ |
| 23 | Форма ложа соцветия = $s_1/s_2$ | $s/s$ |
|  | В условиях культивирования |  |
| 24 | Число розеточных листьев в разные сроки и всего | $N_{lrz}$ |
| 25 | Число зубцов на пластинке первых (I—VII) листьев | $z_I - z_{VII}$ |
| 26 | Число дополнительных точек роста в розетке | $C$ |
| 27 | Положение дополнительных точек роста (номер листа) | $N_c$ |
| 28 | Начало цветения главного побега, дни | $T$ |
| 29 | Высота побега в начале 2-го года жизни, см | $H_2$ |
| 30 | Число побегов к концу 2-го года жизни | $N_2$ |
| 31 | Масса побегов к концу 2-го года жизни, г | $W$ |
| 32 | Высота максимального побега к концу 2-го года жизни, см | $H_{max}$ |
| 33 | Масса 1 побега к концу 2-го года жизни, г | $w_l$ |
| 34 | Диаметр побега у основания к концу 2-го года жизни, мм | $D$ |
|  | Дополнительные признаки листьев |  |
| 35 | Общая длина листа (с черешком), мм | $l_{ls}$ |
| 36 | Расстояние от верхушки пластинки до места максимальной ширины | $l_{max}$ |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| № | Признак | Обозначение |
|---|---|---|
| 37 | Относительное расстояние от верхушки пластинки до места максимальной ширины = $l_{max}/l_l$ | $l_{max}/l$ |
| 38 | Ширина пластинки без зубцов, мм | w* |
| 39 | «Изрезанность» края пластинки = $w_l^*/w_l$ | w*/w |
| 40 | Общее число зубцов на пластинке | $z_s$ |
| 41 | Угол у основания пластинки, град. | $u_1$ |
| 42 | Угол у верхушки пластинки, град. | $u_2$ |
| 43 | Площадь листа | $\sqrt{S}$ |
| 44 | «Коэффициент заполненности» (отношение площади листа к площади описанного прямоугольника) | $\sqrt{S/q}$ |
| 45 | Периметр края листа | P |
| 46 | «Коэффициент изрезанности» края листа (отношение периметра листа к периметру описанного прямоугольника) | P/q |

Примечание. Признаки S и S/q приведены к линейному виду.

Некоторые признаки очень сильно коррелировали с размерами растения и другими показателями, поэтому в анализ включены только соответствующие индексы (признаки № 7, 10, 36, 38, 45). Основные характеристики побега (№ 1—4, 6, 8, 9, 11—13) анализировали для всех выборок, некоторые признаки соцветия — для сравнительной характеристики видов (№ 18—23). При изучении растений в посеве были введены дополнительные характеристики всего растения и побега (№ 24—34), в том числе в период начального роста (№ 24—27). Для анализа изменчивости размеров и формы листьев также были получены более подробные характеристики (№ 35—46), частично (№ 43—46) — с использованием телевизионного анализатора изображений (ТАУ; Васильев, Ростова, 1977).

При анализе полученных данных были использованы такие статистические показатели, как среднее арифметическое (X), среднее квадратичное отклонение ($S_x$), коэффициент вариации (CV, %). Вычисляли полные корреляционные матрицы и по ним средние коэффициенты детерминации признаков ($R^2_{ch}$), а также применяли анализ главных компонент для сравнения выборок разных видов и при анализе изменчивости листьев. Сравнение системы корреляций проводили по уровню связей ($R^2_{ch}$) и по их структуре. Структурное сходство измеряли величиной $r_z$ (коэффициент корреляции между z-преобразованными матрицами без диагональных элементов или между их столбцами, соответствующими связям отдельных признаков). Для групп матриц применяли анализ главных компонент по «вторичной матрице» $r_z$, и тогда общим показателем сходства служила величина дисперсии первой главной компоненты (фактора сходства матриц — $FD_1$, %). Структура связей представлена модифицированными сечениями корреляционного цилиндра (связи обозначены линиями разной толщины) и графами корреляций, построенными на основе максимального корреляционного пути. Подробно методика сравнения корреляционных матриц описана в предыдущем сообщении (Ростова, 1999).

Для выявления особенностей изменчивости признаков листьев в индивидуальной изменчивости были вычислены средние для каждого растения показатели (X), для оценки метамерной изменчивости — отклонения от средних ($x_i$—X).

## Результаты исследования

Эндемики Карпат значительно отличаются от *L. vulgare* по морфологическим характеристикам (табл. 2). *L. waldsteinii* кроме иной формы листьев и значительно более темной окраски каймы на листочках обертки имеет несколько более узкий и длинный отгиб язычка, конусовидную форму ложа соцветия (при созревании семя-

## ТАБЛИЦА 2

Характеристика исследованных растений 3 видов рода *Leucanthemum* (Карпаты)

| Признак | *L. vulgare* | | *L. waldsteinii* | | | *L. subalpinum* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | X | пределы | $X_1$ | $X_2$ | пределы | X | пределы |
| H | 46.6 | 17—103 | 54.7 | 36.0 | 17—100 | 28.7 | 10—53 |
| $N_1$ | 21.2 | 10—49 | 19.4 | 15.3 | 11—32 | 15.3 | 9—22 |
| $h_1$% | 14.1 | 1—49 | 12.7 | 15.0 | 1—40 | 21.6 | 1—63 |
| h | 2.00 | 0.6—4.7 | 2.62 | 2.16 | 0.8—5.1 | 1.58 | 0.4—3.2 |
| l | 45.9 | 19—94 | 60.0 | 48.8 | 26—108 | 54.7 | 24—112 |
| w | 14.3 | 6—32 | 25.6 | 16.2 | 9—52 | 9.9 | 4—21 |
| z | 11.6 | 6—21 | 12.3 | 13.3 | 6—26 | 10.3 | 5—19 |
| l/w | 3.22 | 2.0—5.0 | 2.54 | 3.19 | 0.6—6.6 | 5.62 | 2.9—9.0 |
| $sh_0$% | 87.7 | 23—100 | 75.8 | 97.5 | 11—100 | 100 | 53—100 |
| fl | 20.6 | 6—40 | 23.7 | 21.4 | 12—42 | 24.5 | 5—36 |
| di | 12.0 | 5—21 | 13.3 | 12.1 | 6—20 | 16.4 | 9—24 |
| $t_1$ | 16.1 | 9—26 | 19.0 | 16.4 | 9—34 | 13.2 | 6—22 |
| $t_2$ | 4.44 | 2.5—7.0 | 3.20 | 3.45 | 2.0—5.5 | 4.84 | 2.5—9.0 |
| t/t | 3.64 | 2.2—5.7 | 6.01 | 4.89 | 3.1—13.5 | 2.77 | 1.5—5.5 |
| $S_1$ | 7.28 | 3—12 | 7.00 | 6.35 | 2.5—14.0 | 7.80 | 4—13 |
| $S_2$ | 2.46 | 1—4.5 | 3.84 | 3.67 | 1.5—8.0 | 3.20 | 1—7 |
| S/S | 3.05 | 1.7—5.3 | 1.85 | 1.77 | 0.9—3.6 | 2.62 | 1.0—5.7 |
| q | 3.06 | 1—4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| a | 2.50 | 0—7 | 2.67 | 3.41 | 0—7 | 5.38 | 0—7 |
| pb | 4.80 | 0—8 | 0 | 0.61 | 0—4 | 1.42 | 0—7 |

Примечание. X — среднее арифметическое (здесь и в следующих таблицах). У *L. waldsteinii*: $X_1$ — из лесного пояса, $X_2$ — из субальпийского (Шпиц, Говерла).

нок — с острой вершиной). Для растений *L. subalpinum* характерен более короткий побег с крупными листьями, похожими по форме на листья *L. vulgare* и сосредоточенными в нижней части побега (соответственно несколько больше относительный размер верхнего междоузлия), как правило, отсутствие ветвления, несколько более, чем у *L. vulgare*, крупное и выпуклое ложе соцветия, темная кайма на листочках обертки и более короткий отгиб язычка.

Сравнение выборок всех 3 видов с применением компонентного анализа показывает их значительную разграниченность, в то же время направление изменчивости внутри выборок и между ними в пределах по крайней мере первых 2 (*L. vulgare* и *L. waldsteinii*) весьма сходно (табл. 2; рис. 1, *А*, *Б*). Выборки *L. waldsteinii* образуют 2 группы: из лесного пояса и из субальпийского. Последние отличаются меньшими значениями всех характеристик, кроме интенсивности антоциановой окраски побега. Условия среды в обеих обследованных точках произрастания *L. subalpinum* слабо различались; хотя сбор растений делали в разных частях склона и в разные сезоны, различия между выборками также оказались незначительными.

Анализ относительной изменчивости и средней детерминированности основных признаков (табл. 3) показывает, что наиболее типичным индикатором согласованной изменчивости растений всех 3 видов является высота побега. Число листьев на побеге менее изменчиво и слабее связано с остальными признаками, причем у карпатских эндемиков относительная независимость этого признака возрастает (в наибольшей степени — у *L. subalpinum*). Средняя длина междоузлия, наоборот, наиболее изменчива и теснее связана с остальными признаками у *L. subalpinum*, а более независима у *L. vulgare*. У всех 3 видов ширина пластинки листа изменчивее, чем его длина, но только у *L. waldsteinii* она и сильнее коррелирует с остальными признаками. Признаки соцветия у всех 3 видов менее изменчивы, чем размеры вегетативной части

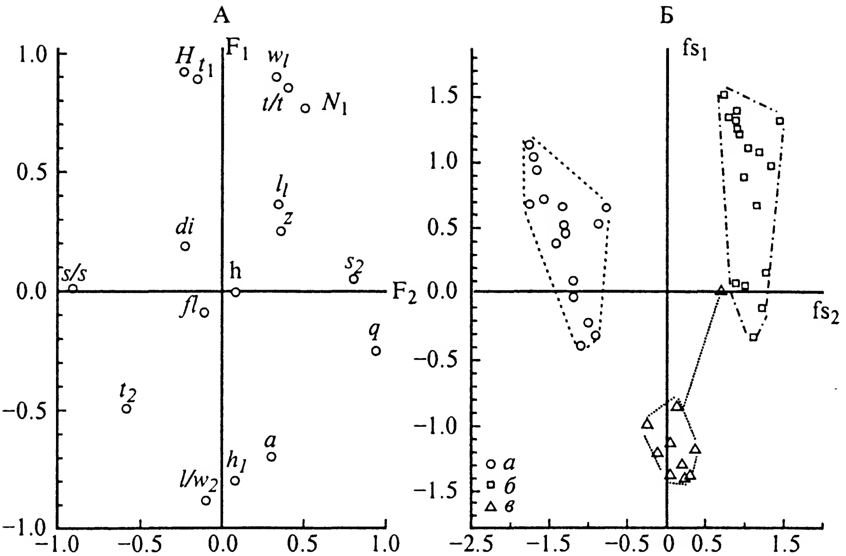


Рис. 1. Изменчивость признаков побега в выборках 3 видов рода *Leucanthemum.*

*А* — факторная структура изменчивости признаков побега. По оси ординат — нагрузки признаков по первой главной компоненте ($F_1$), по оси абсцисс — нагрузки признаков по второй главной компоненте ($F_2$). Обозначения признаков здесь и на следующих рисунках см. в табл. 1. *Б* — распределение исследованных выборок видов рода *Leucanthemum* по значениям первых главных компонент. По оси ординат — значения первой главной компоненты ($fs_1$), по оси абсцисс — значения второй главной компоненты ($fs_2$). Обозначения выборок: *а* — *L. vulgare*, *б* — *L. waldsteinii*, *в* — *L. subalpinum.*

побега, причем число язычковых цветков варьирует сильнее, чем диаметр диска соцветия, и одновременно — слабее детерминировано. Наиболее широкий размах и значительная независимость варьирования характерны для относительной длины верхнего междоузлия. Можно предположить, что изменчивость этого признака определяется в основном случайными экзогенными факторами.

Сравнение 25 корреляционных матриц всех 3 видов по 10 основным признакам показало, что матрицы каждого вида образуют более или менее определенно лока-

ТАБЛИЦА 3

Внутрипопуляционная изменчивость и детерминированность признаков 3 видов рода *Leucanthemum*

| Признак | *L. vulgare* | | *L. waldsteinii* | | *L. subalpinum* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ |
| H | 21.1 | 0.229 | 20.6 | 0.188 | 22.0 | 0.196 |
| $N_l$ | 19.1 | 0.161 | 15.4 | 0.081 | 12.0 | 0.061 |
| $h_l$% | 56.6 | 0.066 | 54.1 | 0.018 | 47.5 | 0.039 |
| h | 19.2 | 0.076 | 20.2 | 0.109 | 24.3 | 0.148 |
| $l_l$ | 20.3 | 0.177 | 19.7 | 0.167 | 23.9 | 0.193 |
| $w_l$ | 22.1 | 0.149 | 22.0 | 0.198 | 25.1 | 0.156 |
| $l_l/w_l$ | 16.0 | 0.040 | 20.9 | 0.075 | 18.9 | 0.040 |
| $sh_0$% | 25.0 | 0.124 | 20.6 | 0.041 | 0.0 | 0.000 |
| fl | 18.9 | 0.145 | 17.7 | 0.092 | 16.8 | 0.087 |
| di | 15.2 | 0.178 | 13.2 | 0.134 | 13.2 | 0.142 |

Примечание. Здесь и в следующих таблицах: CV, % — коэффициент вариации, $R^2_{ch}$ — средний коэффициент детерминации (Ростова, 1999).

ТАБЛИЦА 4

Межпопуляционная изменчивость и детерминированность признаков 3 видов рода *Leucanthemum*

| Признак | *L. vulgare* | | | | *L. waldsteinii* | | *L. subalpinum* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | | II | | | | | |
| | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ |
| H | 25.8 | 0.434 | 27.6 | 0.609 | 25.7 | 0.580 | 20.3 | 0.479 |
| $N_l$ | 17.8 | 0.246 | 16.8 | 0.381 | 15.6 | 0.566 | 4.5 | 0.267 |
| $h_l$% | 25.5 | 0.184 | 39.0 | 0.212 | 31.2 | 0.393 | 19.2 | 0.470 |
| h | 25.6 | 0.265 | 18.5 | 0.477 | 17.7 | 0.362 | 22.1 | 0.472 |
| l | 19.4 | 0.470 | 26.7 | 0.589 | 14.6 | 0.650 | 12.2 | 0.312 |
| w | 14.7 | 0.374 | 23.0 | 0.504 | 23.7 | 0.601 | 19.9 | 0.435 |
| l/w | 9.5 | 0.237 | 9.9 | 0.282 | 12.9 | 0.484 | 17.3 | 0.221 |
| $sh_0$% | 18.3 | 0.377 | 19.6 | 0.544 | 21.0 | 0.519 | 0.0 | 0.000 |
| fl | 15.2 | 0.434 | 18.9 | 0.629 | 8.3 | 0.367 | 5.9 | 0.127 |
| di | 17.7 | 0.337 | 20.9 | 0.630 | 11.1 | 0.267 | 9.2 | 0.156 |

Примечание. Выборки *L. vulgare*: I — «равнинные», II — карпатские.

лизованную группу (рис. 2, *А*), т. е. сходство структуры корреляций в выборках одного вида выше, чем между ними (все виды — 72 %; *L. vulgare* — 79, *L. waldsteinii* — 78 и *L. subalpinum* — 92 %).

Среди матриц *L. waldsteinii* можно выделить следующие группы: 1) более сходные с *L. vulgare* (матрицы 10, 11, 15 — ниже 1000 м над ур. м.), 2) наиболее «типичные» (13, 16, 18 — лесной пояс, от 1000 до 1400 м над ур. м.), 3) значительно отличающиеся от других (14, 19, 12, 20, 17; от 1400 до 1900 м над ур. м.). Признаки листьев в группе 3 наиболее сильно связаны с интенсивностью роста побега (общая высота и длина среднего междоузлия). Особое положение занимает матрица 14 — выборка со склона горы Говерла (выше лесного пояса). Рост растений угнетен, листья более узкие. В структуре связей этой выборки характерным является усиление корреляций между признаками соцветия и размерами листьев.

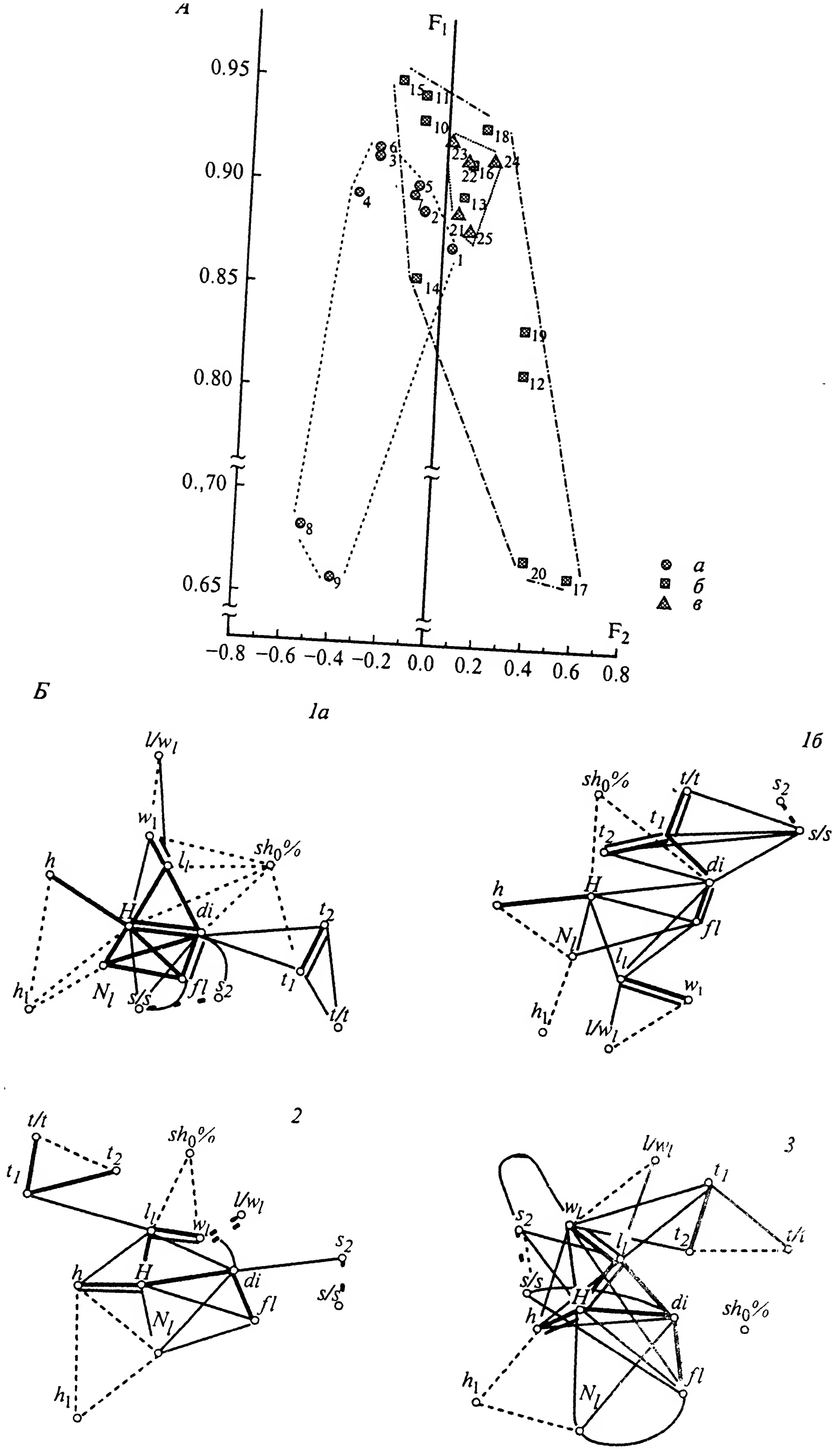
Как уже было упомянуто, выборки *L. subalpinum* и по средним значениям, и по размаху изменчивости слабо отличаются друг от друга; этому соответствуют и незначительные различия по уровню и структуре корреляций.

Оценка степени стабильности структуры связей отдельных признаков по матрицам каждого из видов в отдельности демонстрирует в целом ее увеличение у более сильно скоррелированных признаков. Общим для всех видов является более высокая стабильность структуры корреляций признаков вегетативной части побега по сравнению с признаками соцветия.

Включение в анализ дополнительных признаков соцветия (размеры и форма язычка, ложа соцветия; рис. 2, *Б*, *1а*, *2*, *3*) не изменяет группировку матриц по сходству структуры связей, а лишь снижает его уровень (67 %).

Специальный интерес представляет рассмотрение межпопуляционных корреляций. Прежде всего следует отметить значительное повышение силы связей всех признаков по сравнению с индивидуальной изменчивостью (табл. 4). При этом относительный размах межпопуляционной изменчивости у большинства признаков меньше, чем индивидуальной.

Общее сравнение матриц корреляций в индивидуальной и межпопуляционной изменчивости карпатских популяций всех 3 видов показывает, что и те, и другие образуют ряд по степени сходства: *L. vulgare* — *L. waldsteinii* — *L. subalpinum*, соответствующий их приуроченности к разным зонам и специфике местообитаний



А
F1
F2
0.95
0.90
0.85
0.80
0.,70
0.65
−0.8
−0.6
−0.4
−0.2
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
а
б
в
Б
1а
1б
2
3
l/w_l
w_1
l_l
sh_0%
h
H
di
t_2
t_1
t/t
h_1
N_l
s/s
fl
s_2

(рис. 3). Степень сходства структуры корреляций всех 3 видов в индивидуальной изменчивости 95 % (по средним матрицам), в межвыборочной — 71 %.

Высокий уровень связей в матрицах межпопуляционной изменчивости объединяет большинство признаков в единую корреляционную плеяду, поэтому отметим лишь основные особенности группировки. В матрице *L. vulgare* по «равнинным» выборкам (Ростова, 1999) наиболее скоррелирована изменчивость размеров побега и листовой пластинки (H, h, $l_l$, $w_l$ и $l_l/w_l$), вторую группу образуют признаки соцветия, ветвления и остальные (fl, di, $sh_0$ %, $N_l$, $h_1$ %). Наиболее независимы форма листовой пластинки, число листьев на побеге и относительная длина верхнего междоузлия. В изменчивости карпатских выборок этого вида обе плеяды объединены ($r_{min} > 0.88$) и к ним примыкают признаки h, $N_l$, $l_l/w_l$, $h_l$ % (по степени возрастания независимости). Характерными особенностями матрицы *L. waldsteinii* является сильная отрицательная корреляция индекса листовой пластинки и с шириной, и с длиной ее, а также значительная самостоятельность изменчивости признаков соцветия наряду с включением числа листьев в ядро основной плеяды. У *L. subalpinum* наиболее сильно скоррелирована изменчивость размеров побега, его частей (H, h, $h_1$ %) и ширины листовой пластинки; более стабильная длина ее связана с ними несколько слабее. Сужение размаха варьирования по числу листьев также сопровождается ослаблением (по сравнению с другими видами, особенно с *L. waldsteinii*) связей этого признака. Наиболее независимы индекс листовой пластинки и признаки соцветия.

При выращивании растений наблюдения в начальный период роста показывают, что наибольшие отличия как по темпам образования листьев и дополнительных розеток, так и по зубчатости края листовой пластинки характеризуют растения *L. waldsteinii* (табл. 5). Следует отметить также, что у этого вида сильнее выражено варьирование по последнему признаку, в особенности это касается числа зубцов по краю пластинки начиная с IV листа. Соответственно детерминированность признаков *L. waldsteinii* также выше, чем у 2 других видов. Сравнение структуры корреляций признаков проростков показывает значительное сходство *L. vulgare* и *L. subalpinum* (88 %). Отличия матрицы *L. waldsteinii* значительны (лишь 50 % сходства) и выражаются главным образом в корреляциях числа зубцов на I—III листьях и признаков формирования дополнительных розеток. Общим для всех матриц является наличие 2 корреляционных плеяд, одна из которых объединяет число листьев в разные сроки наблюдения, вторая — число зубцов на листовой пластинке III—VI листьев. Число дополнительных розеток слабо коррелирует с признаками первой плеяды; наиболее независимы номер листа, в пазухе которого формируется первая дополнительная розетка, а также число зубцов на пластинке I—II листьев. Такая структура связей характерна для матриц *L. vulgare* и *L. subalpinum*. Относительная независимость числа зубцов на первых листьях, по-видимому, согласуется с тем, что их наличие (у 10—20 % растений в разных вариантах) определялось в основном случайными причинами. Поскольку связи между этими признаками и числом листьев в большинстве случаев отрицательные, а с числом зубцов на следующих листьях — положительные, можно предположить, что при более быстром образовании очередного листа проявляется тенденция сохранения ювенильной формы пластинки. В то же время у этих видов в большинстве случаев если есть зубцы на первом листе, то они образуются и на почти супротивно расположенном втором (отсюда — сильная корреляция между этими двумя признаками). Проростки *L. waldsteinii*, наоборот, лишь чрезвычайно

---

**Рис. 2. Изменчивость структуры корреляций в выборках *Leucanthemum vulgare, L. waldsteinii, L. subalpinum.***

*А* — сравнение 25 матриц по структуре связей. По оси ординат — фактор сходства матриц ($F_1$), по оси абсцисс — фактор специфичности матриц ($F_2$); координаты точек — нагрузки матриц. Обозначения матриц, как обозначения выборок на рис. 1, *Б*. Цифрами обозначены номера соответствующих матриц: 1—9 — *L. vulgare* (*а*), 10—20 — *L. waldsteinii* (*б*), 21—25 — *L. subalpinum* (*в*). *Б* — графы корреляций по средним матрицам выборок *L. vulgare* (*1а* — Карпаты, *1б* — посев), *L. waldsteinii* (*2*) и *L. subalpinum* (*3*). Обозначения признаков см. в табл. 1. Обозначение корреляций здесь и на остальных рисунках: сплошные линии — положительные корреляции, пунктирные — отрицательные; двойные жирные — $|r| \geqslant 0.8$, жирные — $|r| \geqslant 0.6$, тонкие линии — $0.3 \leqslant |r| < 0.6$.

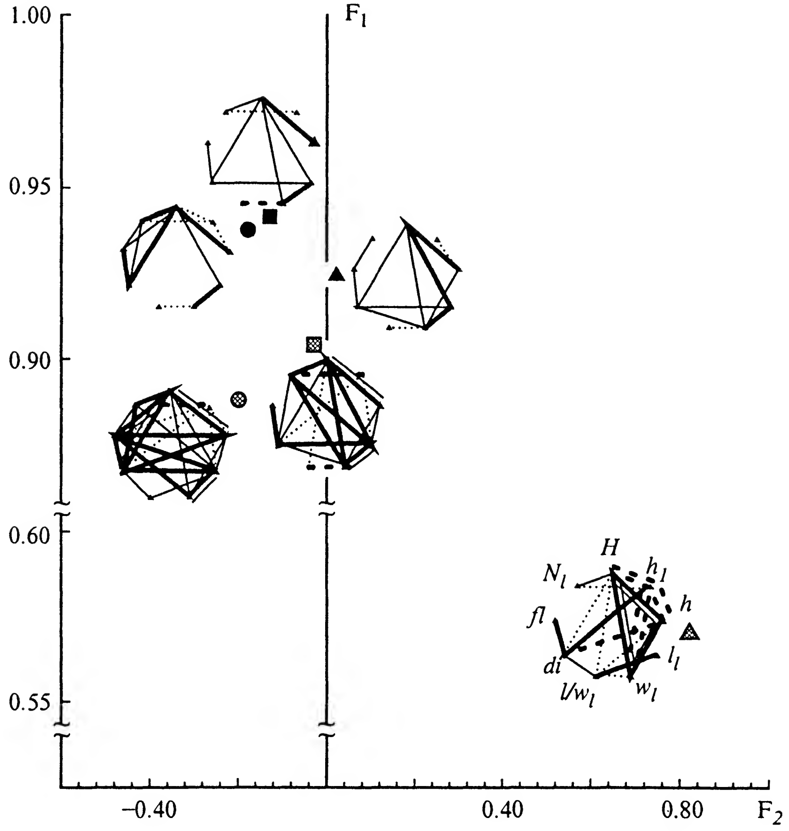


Рис. 3. Сравнение матриц индивидуальной и межпопуляционной изменчивости 3 видов рода *Leucanthemum* (Карпаты).

Оси, как на рис. 2, *А*. Средние матрицы корреляций в индивидуальной изменчивости — черные фигурки, матрицы корреляций в межпопуляционной — серые (обозначения видов, как на рис. 1, *Б*; обозначение корреляций, как на рис. 2).

редко (2 %) не имели зубцов на пластинке первого листа. Соответственно, у этого вида число зубцов на I—II листьях более сильно (и положительно) коррелирует как с числом листьев, так и с числом зубцов на следующих.

Число образовавшихся дополнительных точек роста у растений всех 3 видов тем больше, чем быстрее формируются листья основной розетки (у *L. subalpinum* корреляции слабые); при этом они появляются в пазухе уже первых настоящих листьев, а у *L. waldsteinii* — даже семядолей. Наиболее четко эта зависимость выражена в выборках *L. vulgare* и сильно ослаблена у обоих карпатских эндемиков. *L. subalpinum* отличается самой высокой изменчивостью этого признака, а *L. waldsteinii*, наоборот, максимальной его константностью (у большинства растений первая дополнительная точка роста расположена в пазухе первого настоящего листа).

В целом особенности связей между характеристиками начального периода роста у 3 видов *Leucanthemum* отражают особенности изменчивости соответствующих признаков: наиболее константна структура связей признаков, сильнее связанных с остальными; изменения силы и структуры связей согласуются с изменениями размаха варьирования соответствующих признаков.

Измерения растений в конце вегетационного периода и особенно на 2-й год жизни можно сравнить с аналогичными данными, полученными в природных условиях (табл. 2, 6, 7). В первую очередь следует указать на значительное увеличение размеров побега, наиболее проявляющееся у растений *L. vulgare* (2-й год) и слабее всего — у

## ТАБЛИЦА 5

Характеристики начального роста растений рода *Leucanthemum*

| Признаки (дата учета) | *L. vulgare* | | | *L. subalpinum* | | | *L. waldsteinii* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | X | $S_x$ | $R^2_{ch}$ | X | $S_x$ | $R^2_{ch}$ | X | $S_x$ | $R^2_{ch}$ |
| Число листьев ($N_{lrz}$) | | | | | | | | | |
| 8 V | 2.0 | 0.52 | 0.109 | 2.0 | 0.49 | 0.121 | 1.1 | 0.66 | 0.219 |
| 13 V | 2.7 | 0.51 | 0.155 | 2.5 | 0.45 | 0.157 | 1.8 | 0.60 | 0.185 |
| 24 V | 4.3 | 0.58 | 0.179 | 4.2 | 0.47 | 0.160 | 3.2 | 0.64 | 0.181 |
| 14 VI | 8.5 | 1.05 | 0.136 | 7.4 | 0.77 | 0.148 | 6.1 | 1.66 | 0.122 |
| Число зубцов ($r_S$) на пластинке листа | | | | | | | | | |
| I | 0.25 | 0.75 | 0.066 | 0.41 | 0.91 | 0.084 | 3.3 | 1.19 | 0.088 |
| II | 0.49 | 1.08 | 0.076 | 0.57 | 1.09 | 0.099 | 4.7 | 1.19 | 0.135 |
| III | 5.2 | 0.91 | 0.081 | 5.3 | 0.92 | 0.065 | 6.0 | 1.54 | 0.109 |
| IV | 7.7 | 2.19 | 0.107 | 7.8 | 1.90 | 0.127 | 16.3 | 6.77 | 0.194 |
| V | 11.8 | 2.75 | 0.109 | 11.7 | 2.66 | 0.115 | 26.9 | 9.79 | 0.185 |
| VI | 16.1 | 3.04 | 0.097 | 15.4 | 3.04 | 0.109 | 38.7 | 12.48 | 0.226 |
| VII | 20.2 | 4.12 | — | 18.7 | 4.19 | — | 46.0 | 14.94 | — |
| Образование дополнительных точек роста (14 VI 1996) | | | | | | | | | |
| C | 2.6 | 1.93 | 0.118 | 2.5 | 1.92 | 0.061 | 3.2 | 1.62 | 0.180 |
| $N_c$ | 3.5 | 3.59 | 0.076 | 3.6 | 5.14 | 0.022 | 0.8 | 0.62 | 0.046 |

Примечание. $S_x$ — среднее квадратичное отклонение, I—VII — порядковый номер листа. Прочерк означает, что этот признак не включен в корреляционный анализ, так как учет зубчатости VII листа проведен не по всем растениям.

*L. waldsteinii*; в основном это происходит за счет большего числа метамеров (длина среднего междоузлия даже несколько уменьшается). Резко возрастает число боковых побегов: у растений *L. vulgare* на 2-м году жизни они образуются практически на всех метамерах, кроме 2—5 верхних. Больше половины растений *L. subalpinum* в условиях посева также ветвятся. Увеличение пластинки листа сильнее всего проявляется в ее ширине и соответственно индексе формы листовой пластинки; слабее эти различия проявляются у растений *L. waldsteinii*. Разрастание пластинки листа у растений всех 3 видов приводит к уменьшению плотности размещения зубцов по краю листа (z).

Размеры соцветия и число язычковых цветков также увеличивается в условиях посева у всех 3 видов, но размеры отгиба язычка почти не изменяются. Что касается формы ложа соцветия, его коническая форма у растений *L. waldsteinii* сохраняется, но высота конуса меньше, чем у растений в исходных популяциях. Возможно, это связано с меньшим количеством формирующихся полноценных семян. В то же время сопоставление показывает, что условия эксперимента оказались не слишком благоприятными для растений *L. waldsteinii* и *L. subalpinum*. Об этом же свидетельствуют данные о выживании растений: за оба года эксперимента погибло лишь 5 % *L. vulgare* (преимущественно из-за механических повреждений), 21 % *L. waldsteinii*, 41 и 10 % (в 1-й и 2-й год соответственно) *L. subalpinum*. Кроме того, хотя зрелые семена образовались у растений всех 3 видов, после окончания эксперимента возобновление за счет самосева наблюдалось только у *L. vulgare*.

Результаты исследования подтвердили предположение о генетическом характере полиморфизма по пигментации листочков обертки в популяциях *L. vulgare* (Ростова, 1971): в потомстве от растений с желтой каймой (n = 132) было 53 % с такой же или слабо окрашенной каймой, от растений с темной каймой (n = 155) — только 3 %.

## ТАБЛИЦА 6

Характеристика растений 3 видов рода *Leucanthemum* в посеве

| Признак | *L. vulgare** | | | | | | *L. subalpinum*** | | *L. waldsteinii*** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | | 2 | | 3 | | | | | |
| | X | $S_x$ | X | $S_x$ | X | $S_x$ | X | $S_x$ | X | $S_x$ |
| 1-й год жизни — конец вегетации | | | | | | | | | | |
| $H$ | 42.5 | 9.92 | 47.4 | 10.14 | 48.0 | 11.26 | 0.0 | | 0.0 | |
| $h_1\%$ | 22.0 | 12.1 | 19.0 | 23.4 | 23.0 | 9.8 | — | | — | |
| $h$ | 2.6 | 0.64 | 3.2 | 0.76 | 2.8 | 0.69 | — | | — | |
| $N_{lrz}$ | 14.4 | 4.63 | 13.3 | 3.52 | 12.3 | 3.35 | 17.7 | 3.13 | 18.4 | 4.65 |
| $N_l$ | 14.0 | 3.38 | 13.5 | 2.69 | 14.4 | 2.85 | 0.0 | | 0.0 | |
| fl | 31.2 | 5.74 | 30.9 | 4.94 | 29.9 | 5.48 | 30.9 | 4.79 | 29.8 | 5.44 |
| di | 19.5 | 2.63 | 19.5 | 2.13 | 19.7 | 2.27 | 18.5 | 1.76 | 16.7 | 2.52 |
| $t_l$ | 19.3 | 5.06 | 21.3 | 4.53 | 21.2 | 4.20 | 14.8 | 2.02 | 15.1 | 1.83 |
| $t_2$ | 4.8 | 0.96 | 4.7 | 0.83 | 5.1 | 0.85 | 4.6 | 0.87 | 2.7 | 0.75 |
| t/t | 4.1 | 0.81 | 4.5 | 0.69 | 4.2 | 0.73 | 3.3 | 0.52 | 5.4 | 0.44 |
| $S_l$ | 11.6 | 1.90 | 11.3 | 1.69 | 11.5 | 1.65 | 10.8 | 1.62 | 8.1 | 1.79 |
| $S_2$ | 3.2 | 0.76 | 3.2 | 0.73 | 3.2 | 0.71 | 3.5 | 0.69 | 2.7 | 0.67 |
| S/S | 3.7 | 0.75 | 3.7 | 0.87 | 3.7 | 0.91 | 3.2 | 0.55 | 2.8 | 0.38 |
| T | 79.0 | 20.0 | 83.0 | 16.7 | 77.0 | 17.8 | 41.0 | 2.6 | 50.0 | 6.6 |
| sh*** | 8.4 | 3.26 | 8.4 | 2.78 | 8.8 | 2.71 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $sh/N_l$ | 60.0 | 19.1 | 62.0 | 17.5 | 60.0 | 14.2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $N_{sh_0}$*** | 4.9 | 2.03 | 4.6 | 2.18 | 5.1 | 2.02 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $N_{sh}/N_l$ | 36.0 | 16.7 | 34.0 | 16.9 | 36.0 | 12.5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2-й год жизни | | | | | | | | | | |
| $H_2$ | 32.9 | 6.50 | 40.9 | 9.21 | 36.6 | 8.33 | 26.7 | 7.26 | 40.3 | 11.65 |
| $N_2$ | 47.6 | 17.36 | 32.7 | 13.62 | 31.0 | 16.74 | 22.9 | 8.48 | 23.5 | 13.02 |
| $H_{max}$ | 100.5 | 11.71 | 100.0 | 11.43 | 103.4 | 12.61 | 39.4 | 12.64 | 55.7 | 20.92 |
| $h_1\%$ | 7.4 | 4.6 | 7.9 | 4.2 | 11.6 | 5.3 | 26.1 | 8.3 | 10.1 | 5.5 |
| $h$ | 3.3 | 0.53 | 3.1 | 0.44 | 3.4 | 0.55 | 1.6 | 0.41 | 3.0 | 0.69 |
| $N_1$ | 29.5 | 4.14 | 31.2 | 4.73 | 28.4 | 4.58 | 19.4 | 3.01 | 22.4 | 3.37 |
| sh*** | 9.8 | 4.05 | 13.4 | 5.54 | 11.3 | 4.73 | 3.2 | 2.11 | 6.4 | 3.11 |
| $sh/N_l$ % | 34.0 | 13.6 | 43.0 | 16.3 | 40.0 | 15.0 | 17.0 | 23.0 | 28.0 | 12.4 |
| $sh_0$, %*** | 12.7 | 5.81 | 11.5 | 5.82 | 9.3 | 5.46 | 5.8 | 4.33 | 9.5 | 6.26 |
| $sh_0/N_1$ % | 43.0 | 18.2 | 37.0 | 19.1 | 33.0 | 19.3 | 30.0 | 27.4 | 42.0 | 26.9 |
| D | 6.5 | 1.00 | 7.6 | 1.32 | 7.75 | 1.65 | 7.0 | 1.24 | 4.41 | 1.04 |

Примечание. * — приведены данные отдельно по каждому варианту: 1 — смесь семян с разных растений, 2 — семена от 5 растений с наиболее темной каймой на листочках обертки, 3 — то же от 5 растений с наиболее светлой каймой. ** — признаки *L. subalpinum* и *L. waldsteinii* приведены по данным 2-го года жизни. *** — данные только о боковых побегах с соцветиями.

Однако сравнение соответствующих вариантов по другим исследованным признакам не обнаружило существенных различий между ними: можно отметить только тенденцию более быстрого роста и развития, а также менее выраженную антоциановую окраску побега у потомства растений со слабой пигментацией каймы (табл. 6, 8).

Исследование корреляций между признаками, использованными при изучении природных популяций, показало, что у растений всех 3 видов основные особенности структуры связей, отмеченные выше, в посеве сохраняются. Степень сходства между матрицами выращенных растений и растений, собранных в естественных условиях, сопоставима со сходством между матрицами разных популяций. Сокращение размаха

ТАБЛИЦА 7

Признаки листьев 3 видов рода *Leucanthemum* в условиях посева

| Признак | *L. vulgare* | | *L. subalpinum* | | *L. waldsteinii* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | X | $S_x$ | X | $S_x$ | X | $S_x$ |
| | | | Нижний ярус | | | |
| $l_s$ | 145.0 | 41.3 | 127.0 | 28.2 | 108.0 | 28.4 |
| $l$ | 62.0 | 15.1 | 59.0 | 14.9 | 51.0 | 11.2 |
| $w$ | 39.0 | 9.4 | 26.0 | 5.9 | 36.0 | 6.2 |
| $l/w$ | 1.6 | 0.38 | 2.3 | 0.57 | 1.4 | 0.31 |
| $l_{max}/l$ | 0.44 | 0.078 | 0.42 | 0.068 | 0.55 | 0.069 |
| $w^*/w$ | 0.77 | 0.101 | 0.77 | 0.096 | 0.87 | 0.040 |
| $z_s$ | 31.0 | 10.0 | 32.0 | 7.1 | 46.0 | 11.3 |
| $z$ | 6.3 | 1.66 | 7.4 | 1.67 | 9.0 | 2.29 |
| $u_1$ | 68.0 | 20.5 | 48.0 | 17.5 | 110.0 | 27.8 |
| $u_2$ | 118.0 | 19.3 | 91.0 | 20.4 | 111.0 | 22.7 |
| | | | Средний ярус | | | |
| $l$ | 92.0 | 25.1 | 61.0 | 13.7 | 60.0 | 14.7 |
| $w$ | 24.0 | 6.9 | 24.0 | 4.9 | 36.0 | 6.9 |
| $l/w$ | 4.0 | 0.86 | 2.6 | 0.52 | 1.7 | 0.42 |
| $l_{max}/l$ | 0.22 | 0.051 | 0.33 | 0.088 | 0.57 | 0.106 |
| $w^*/w$ | 0.72 | 0.111 | 0.77 | 0.090 | 0.88 | 0.037 |
| $z_s$ | 42.0 | 10.9 | 39.0 | 8.1 | 54.0 | 13.7 |
| $z$ | 8.5 | 2.38 | 7.8 | 1.47 | 9.5 | 2.26 |
| $u_1$ | 25.0 | 9.5 | 43.0 | 17.0 | 95.0 | 27.8 |
| $u_2$ | 87.0 | 21.7 | 81.0 | 18.4 | 92.0 | 24.3 |

варьирования в условиях посева сопровождается ослаблением связей исследованных признаков: наиболее характерно это для корреляций признака высоты побега и размера листьев с остальными признаками (рис. 2, *1а*, *1б*). Несколько слабее изменения варьирования и детерминированности признаков соцветия, особенно размеров отгиба язычка. Степень константности уровня и структуры связей определенных признаков, описанная при анализе природных популяций, сохраняется и в условиях посева.

Некоторые показатели, добавленные к первоначальному набору (дата начала цветения и число листьев в розетке в 1-й год жизни, состояние растений после зимовки, характеристика надземной массы и пр.) оказались сильно коррелирующими как друг с другом, так и с другими характеристиками побега. Следует отметить, что признаки разрастания всего растения на 2-й год жизни (надземная масса, число побегов и пр.) весьма изменчивы и слабо (а в некоторых вариантах отрицательно) коррелируют с размерами и массой отдельного побега. Аналогичные результаты (высокая изменчивость характеристик, определяемых общей интенсивностью роста растений нивяника, сильная зависимость их от условий) были продемонстрированы в экспериментах канадских ботаников (Boutin, Morisset, 1988, 1989).

Особый интерес представляют данные, характеризующие размеры и форму листьев и их изменчивость. Сравнение видов нивяника показывает, что в условиях посева отличия *L. waldsteinii* по форме пластинки листа проявляются достаточно четко (табл. 7). Меньшая вытянутость ее сочетается с положением зоны наиболее интенсивного латерального роста ближе к основанию ($l_{l_{max}}/l_l$), увеличение числа и плотности размещения зубцов по краю пластинки — с уменьшением их величины ($w^*/w_l$). Следует отметить, что растения *L. vulgare* оказались несколько более изменчивыми

ТАБЛИЦА 8

Характеристика растений *Leucanthemum vulgare* с различной окраской каймы на листочках оберки

| Признаки | А | | | Б | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $X$ | $S_x$ | $R^2_{ch}$ | $X$ | $S_x$ | $R^2_{ch}$ |
| | | | 1-й год жизни | | | |
| $N_{lrz}$ | 11.3 | 3.17 | 0.151 | 13.1 | 3.59 | 0.155 |
| $N_l$ | 14.1 | 2.73 | 0.099 | 13.8 | 2.65 | 0.094 |
| $H$ | 45.6 | 11.07 | 0.139 | 47.9 | 10.03 | 0.170 |
| $T$ | 43.7 | 18.71 | 0.141 | 55.7 | 18.10 | 0.178 |
| | | | 2-й год жизни | | | |
| $z$ | 1.8 | 0.86 | 0.149 | 2.4 | 0.99 | 0.197 |
| $H_{12}$ | 36.4 | 8.19 | 0.143 | 40.4 | 9.44 | 0.133 |
| $W$ | 430.7 | 272.35 | 0.147 | 532.3 | 339.22 | 0.189 |
| $N_{12}$ | 28.3 | 14.45 | 0.118 | 30.6 | 14.36 | 0.170 |
| $H$ | 102.1 | 12.48 | 0.094 | 99.8 | 12.22 | 0.181 |
| $N_l$ | 27.3 | 4.88 | 0.047 | 31.7 | 4.91 | 0.066 |
| sh | 8.8 | 4.99 | 0.012 | 12.4 | 5.78 | 0.016 |
| $l_l$ | 54.3 | 11.42 | 0.035 | 68.4 | 15.93 | 0.154 |
| $w_l$ | 37.1 | 7.69 | 0.038 | 41.8 | 11.86 | 0.091 |

Примечание. А — растения со светлой каймой из потомства от таких же, как они; Б — растения с темной каймой из потомства от таких же, как они.

по размерам листьев и степени изрезанности края листовой пластинки; у листьев *L. waldsteinii* усиление роста пластинки в латеральном направлении, проявляющееся, в частности, в увеличении углов у основания и верхушки, сопровождается увеличением размаха изменчивости этих показателей и, следовательно, размеров зоны более интенсивного роста.

Анализ детерминированности исследованных признаков у разных видов показывает опять-таки наибольшее различие между *L. vulgare* и *L. waldsteinii*; средний уровень взаимосвязей у последнего выше, но ширина пластинки и положение зоны наибольшего латерального роста более независимы (рис. 4). Структура корреляций исследованных признаков очень сходна (86 %), однако матрица *L. waldsteinii* отличается от двух остальных преимущественно за счет изменения взаимосвязей индекса $w^*/w_l$ (рис. 5). У *L. vulgare* относительная рассеченность пластинки тем меньше, чем интенсивнее латеральный рост ($u_1$, $u_2$) и чем ближе к верхушке соответствующая зона ($l_{l_{max}}/l_l$), т. е. при более округлой форме пластинки. У *L. waldsteinii* этот показатель коррелирует с числом и плотностью размещения зубцов. Следует также отметить, что форма и размеры пластинки листа *L. vulgare* в наибольшей степени определяются интенсивностью латерального роста основания ($u_1$) и несколько слабее — соотношением продольного и латерального роста ($l_l/w_l$, $l_l$, $w_l$). Признаком-индикатором у *L. waldsteinii* является $l_l/w_l$, а дополнительными показателями — $l_l$, $u_1$, $u_2$; при этом разрастание и основания, и верхушки пластинки примерно в равной степени коррелируют с остальными показателями. Специфика изменчивости признаков сохраняется у листьев разных ярусов.

Более детальный анализ изменчивости размеров и формы листьев *L. vulgare* показал, что во всех случаях изменчивость признаков в пределах побега выше, чем в индивидуальном варьировании (наиболее сильные различия — по $l_l/w_l$, $l_{l_{max}}/l_l$, $u_1$, $u_2$). Исключением являются характеристики края листа ($z_s$, $z$ и $w^*/w_l$).

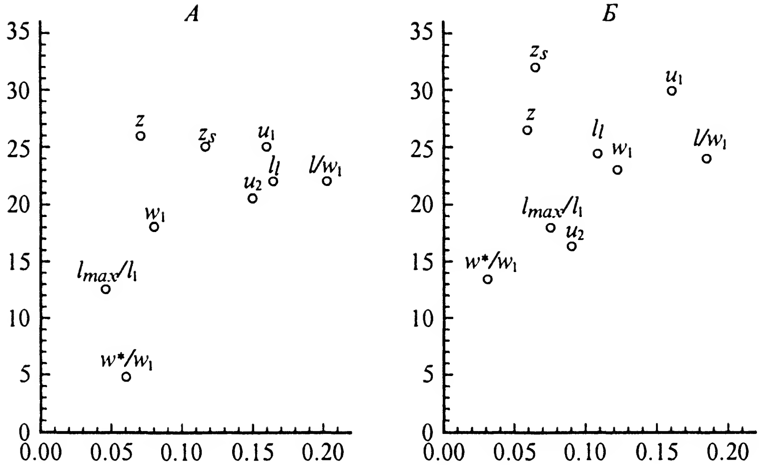


Рис. 4. Структура изменчивости признаков листьев *Leucanthemum vulgare* (*А*) и *L. waldsteinii* (*Б*). По оси ординат — коэффициент вариации CV, %; по оси абсцисс — средний коэффициент детерминации $R^2_{ch}$. Обозначения признаков см. в табл. 1.

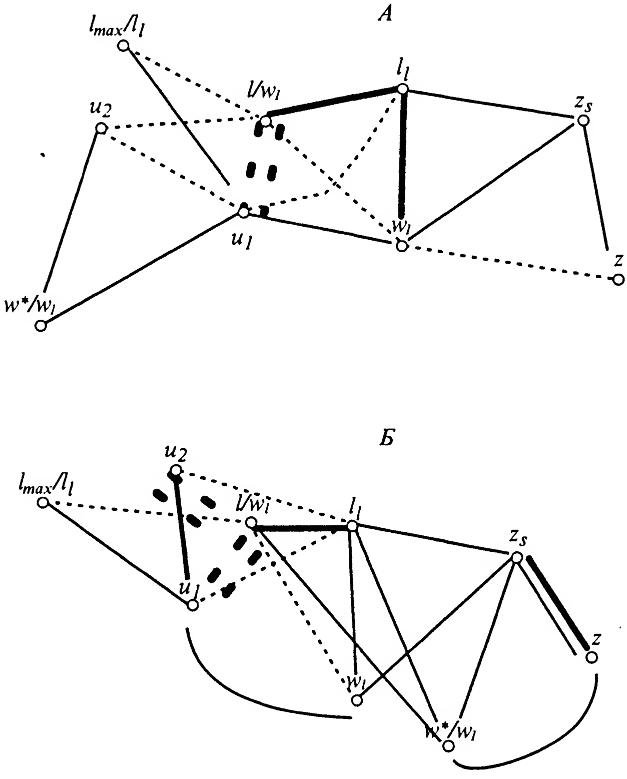


Рис. 5. Структура корреляций признаков листьев *Leucanthemum vulgare* (*А*) и *L. waldsteinii* (*Б*). Обозначения те же, что и на рис. 2, *Б*.

ТАБЛИЦА 9

Характеристики размеров и формы листьев в индивидуальной и метамерной изменчивости *Leucanthemum vulgare* 2 выборок

| Признак | I | | II | | III | | Между растениями | | По побегу, $R^2_{ch}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ | CV, % | $R^2_{ch}$ | |
| | | | | 95 растений, 285 листьев | | | | | |
| $\sqrt{S}$ | 18.9 | 0.154 | 19.7 | 0.146 | 24.1 | 0.176 | 15.2 | 0.163 | 0.220 |
| l | 23.8 | 0.138 | 25.9 | 0.120 | 26.7 | 0.174 | 18.1 | 0.142 | 0.287 |
| l/w | 23.4 | 0.179 | 28.4 | 0.137 | 22.3 | 0.068 | 15.3 | 0.083 | 0.504 |
| $l_{max}/l$ | 15.9 | 0.084 | 23.1 | 0.089 | 23.1 | 0.058 | 12.7 | 0.053 | 0.398 |
| w | 23.9 | 0.179 | 25.0 | 0.161 | 25.5 | 0.178 | 17.4 | 0.155 | 0.392 |
| w*/w | 12.3 | 0.041 | 13.5 | 0.025 | 15.4 | 0.062 | 10.6 | 0.039 | 0.094 |
| $z_s$ | 32.3 | 0.090 | 29.6 | 0.059 | 25.8 | 0.111 | 23.3 | 0.091 | 0.131 |
| z | 26.7 | 0.053 | 22.1 | 0.042 | 33.0 | 0.045 | 21.7 | 0.038 | 0.274 |
| $u_1$ | 27.7 | 0.179 | 36.8 | 0.122 | 53.1 | 0.070 | 24.3 | 0.080 | 0.434 |
| $u_2$ | 13.2 | 0.091 | 14.7 | 0.045 | 25.7 | 0.065 | 12.8 | 0.059 | 0.399 |
| $\sqrt{S/q}$ | 10.5 | 0.085 | 9.6 | 0.042 | 10.0 | 0.019 | 6.7 | 0.036 | 0.389 |
| P/q | 8.6 | 0.067 | 8.1 | 0.023 | 13.1 | 0.109 | 7.2 | 0.047 | 0.301 |
| Среднее | 19.8 | 0.112 | 21.4 | 0.084 | 24.8 | 0.095 | 15.4 | 0.082 | 0.319 |
| | | | | 20 растений, 129 листьев | | | | | |
| $\sqrt{S}$ | 22.5 | 0.160 | 24.0 | 0.171 | 26.4 | 0.193 | 18.8 | 0.202 | 0.207 |
| l | 30.0 | 0.185 | 49.1 | 0.254 | 37.1 | 0.260 | 31.1 | 0.295 | 0.185 |
| l/w | 33.4 | 0.214 | 51.5 | 0.244 | 32.3 | 0.143 | 28.9 | 0.243 | 0.344 |
| $l_{max}/l$ | 24.8 | 0.150 | 24.2 | 0.206 | 24.0 | 0.052 | 14.9 | 0.178 | 0.282 |
| w | 27.7 | 0.172 | 26.2 | 0.136 | 30.7 | 0.179 | 20.6 | 0.148 | 0.311 |
| w*/w | 15.6 | 0.112 | 23.4 | 0.199 | 22.1 | 0.204 | 17.1 | 0.258 | 0.116 |
| $z_s$ | 39.4 | 0.174 | 34.4 | 0.238 | 37.4 | 0.263 | 32.7 | 0.268 | 0.092 |
| z | 26.9 | 0.117 | 24.3 | 0.150 | 30.1 | 0.133 | 18.9 | 0.176 | 0.026 |
| $u_1$ | 39.6 | 0.151 | 34.8 | 0.140 | 41.7 | 0.076 | 25.1 | 0.162 | 0.325 |
| $u_2$ | 16.3 | 0.148 | 23.0 | 0.183 | 25.7 | 0.060 | 12.0 | 0.195 | 0.278 |
| $\sqrt{S/q}$ | 9.1 | 0.043 | 7.5 | 0.062 | 7.8 | 0.094 | 6.8 | 0.222 | 0.252 |
| P/q | 12.6 | 0.111 | 19.7 | 0.172 | 41.1 | 0.135 | 22.7 | 0.097 | 0.173 |
| Среднее | 24.8 | 0.145 | 28.5 | 0.180 | 29.7 | 0.149 | 20.8 | 0.204 | 0.216 |

Примечание. I—III — листья I—III ярусов.

Положение листа на побеге слабо влияет на структуру связей в индивидуальной изменчивости (сходство 86 и 89 % в разных выборках), сильнее различия между уровнями анализируемой изменчивости (между метамерами в пределах побега и между растениями — только 47 % сходства).

В индивидуальной изменчивости наиболее сильно детерминированы ширина пластинки и площадь всего листа, а также длина пластинки. Наиболее изменчивы и значительно слабее связаны с другими признаки зубчатости края (особенно плотность размещения зубцов) и форма основания пластинки ($z_s$, z, $u_1$; табл. 9; рис. 6). Из других характеристик формы наиболее сильно коррелирует с остальными удлиненность пластинки ($l_l/w_l$). Признаки размеров листьев образуют основную плеяду, зубчатость листа и коэффициент изрезанности коррелируют с его размерами. Характеристики вытянутости (или, наоборот, округленности) пластинки ($l_l/w_l$, $l_{max}/l_l$, $u_1$, $u_2$) образуют одну более или менее самостоятельную группу, признаки $w^*/w_l$ и $\sqrt{S}/q$ — вторую. В компонентном анализе это разделение признаков размеров и формы на более или менее независимые группы проявляется в выделении компоненты размеров ($F_1$; 26 %

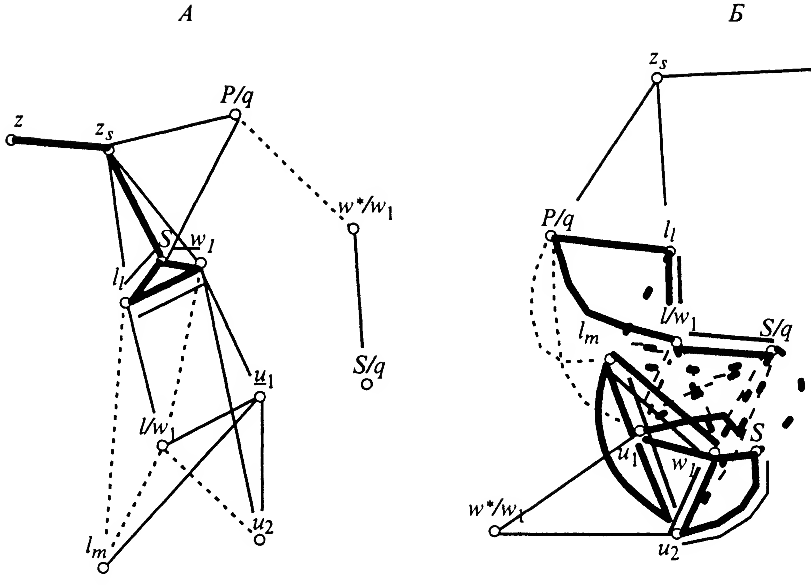
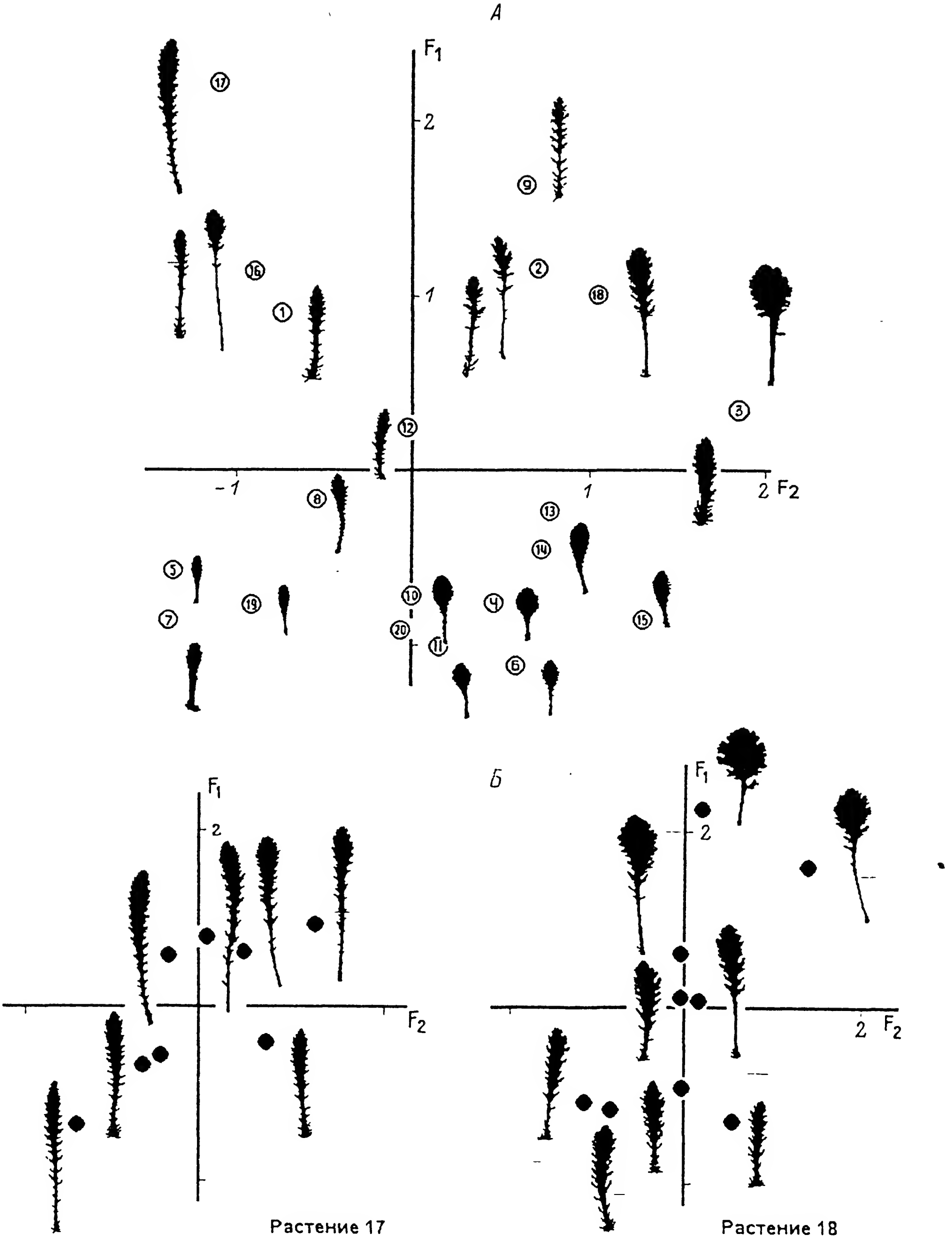


Рис. 6. Структура корреляций признаков листьев *Leucanthemum vulgare.*

*А* — индивидуальная изменчивость, *Б* — метамерная изменчивость. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

общей дисперсии) и компоненты формы ($F_2$; 21 %; рис. 8). Анализ ординации растений по особенностям листьев (рис. 7, *А*) показывает, что использованный комплекс характеристик хорошо отражает различия между ними. Так, листья растения № 17 (максимальные значения $F_1$, близкие к минимальным — $F_2$) отличаются наибольшей удлиненностью пластинки, сильной и более или менее равномерно распределенной по всему краю зубчатостью. При высоких значениях $F_1$ у растений № 16 и 1, а также 9, 2, 18 наряду с увеличением ширины пластинки и площади всего листа возрастает зубчатость края (за счет образования расчленения как бы 3 порядков: на довольно крупные лопасти, а также крупные и мелкие зубцы) и соответственно значения коэффициента изрезанности листа. Еще одной характерной особенностью всей группы является интенсивное образование лопастей и зубцов по всей длине листа (в том числе у нижних листьев — на черешке). Дальнейшее увеличение ширины и округлости приводит к форме листа, характерной для растения № 3. Уменьшение размеров одновременно с подавлением дифференциации пластинки при наибольшей ее округленности демонстрируют листья растений № 15 и 6, а с наибольшей заполненностью и минимальной изрезанностью — № 7, 5. 19. Таким образом, примененный здесь комплекс признаков достаточно полно описывает изменчивость листьев *L. vulgare*. Интересно указать, что исключение из анализа всех характеристик размеров; несколько изменяя характер ординации, не влияет на выделение основных групп. Следует также отметить, что широкая амплитуда варьирования формы проявилась в условиях выращивания; в природных популяциях листья значительно меньше по размерам, а по форме, как правило, соответствуют растениям № 5, 19, иногда 20. В то же время приводимые систематиками особенности формы пластинки, на основании которых разделяются *L. vulgare*, *L. ircutianum* (Turcz.) DC., *L. maximum* (Ramond) DC. s. l. (Prager et al., 1985), вполне укладываются в размах разнообразия, наблюдавшегося нами в потомстве из одной локальной популяции.

Наиболее характерным отличием метамерной изменчивости (рис. 6, 7, 8) является сильная скоррелированность большинства признаков, описывающих форму пластинки листа. Наиболее независимы признаки зубчатости края ($z_s$, z, $w^*/w_l$). В компонентном анализе выделяются $F_1$ — фактор формы (48 % общей дисперсии). $F_2$ — фактор размеров (16 %) и $F_3$ — фактор зубчатости края (12 %; рис. 8). У всех



Растение 17

Растение 18

Рис. 7. Разнообразие листьев *Leucanthemum vulgare* (по значениям факторов).

*А* — распределение растений в факторном пространстве. Примечание: поскольку анализ был проведен по средним для каждого растения значениям, изображения реальных листьев несколько смещены относительно точек, соответствующих «среднему» листу. *Б* — распределение листьев разных ярусов в факторном пространстве (растения № 17 и 18). Обозначения те же, что и на рис. 1, *Б*.

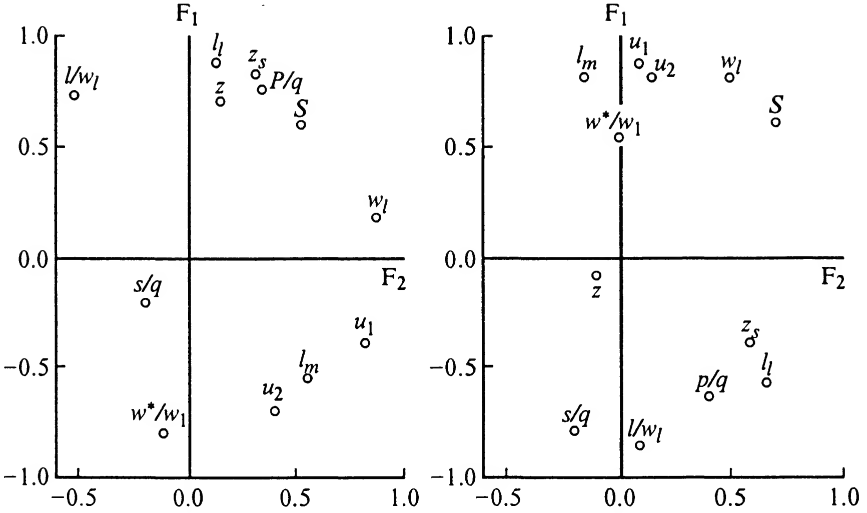


Рис. 8. Факторная структура изменчивости признаков листьев *Leucanthemum vulgare*.

*А* — индивидуальная изменчивость, *Б* — метамерная изменчивость. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, *А*.

исследованных растений вверх по побегу (на рис. 7, *Б* — сверху вниз) снижаются значения $F_1$, т. е. уменьшается округлость пластинки, начало зоны интенсивного латерального роста смещается ближе к верхушке листа, повышаются значения коэффициентов заполненности и изрезанности листа. Большинство растений с более крупной и дифференцированной пластинкой характеризуются также увеличением длины и площади пластинки, повышением зубчатости края и коэффициента изрезанности всей пластинки (увеличение значений $F_2$). Для растений с небольшой и менее дифференцированной пластинкой листа при общем слабом разрастании листа и его пластинки эти процессы еще менее выражены у листьев, расположенных выше по побегу.

## Выводы

Сравнительный анализ изменчивости морфологических признаков побега в популяциях видов *Leucanthemum* обнаружил влияние условий среды как на размах общего варьирования, так и на его согласованность (детерминированность). В более благоприятных условиях снижается и изменчивость, и сила связей между исследованными признаками.

Структура связей в индивидуальной изменчивости также определяется условиями роста и развития растений: если у *L. vulgare* по структуре наиболее различались матрицы выборок из разных типов местообитаний, то у *L. waldsteinii* — из лесной и субальпийской зон. Различия в системе корреляции между выборками разных видов нивяника как по силе связей, так и по их структуре не превышают различий между выборками одного и того же вида.

Корреляции сильно детерминированных признаков, входящих в ядро основной корреляционной плеяды, более стабильны по структуре; связи более независимых признаков сильно изменяются как по силе, так и по структуре. Признаки соцветия имеют более пластичную структуру корреляций, чем характеристики вегетативной части побега.

В межпопуляционном варьировании при сокращении общей изменчивости исследованных признаков значительно повышается ее согласованность, сильнее выражены и специфические для разных видов нивяника особенности структуры корреляций.

Исследование растений 3 видов нивяника в условиях посева подтвердило их специфичность как по средним значениям признаков побега, так и по характеру их изменчивости.

Генотипически обусловленные различия между растениями *L. vulgare* с разной пигментацией каймы на листочках обертки слабо проявляются по средним значениям признаков побега и их изменчивости.

В условиях культивирования выявилась широкая изменчивость растений *L. vulgare* по размерам и форме листьев. Индивидуальные различия преимущественно выражаются в степени разрастания пластинки, т. е. прежде всего в форме ее края (степень и форма изрезанности), и проявляются при анализе листьев как нижнего, так и среднего яруса. Наибольшие различия по размаху изменчивости и структуре связей у этого вида обнаружены при сравнении индивидуального и внутрипобегового (метамерного) варьирования.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абруразакова З. Ш.* Изменчивость количественных признаков у четырех видов примулы // Стабильность и изменчивость генома. М., 1985. С. 75—81.

*Берг Р. Л., Колосова Л. Д.* Корреляционные плеяды признаков *Veronica serpyllifolia* L., *V. chamaedris* L., *V. krylovii* Schischk. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 8. С. 1083—1094.

*Васильев Б. Р., Ростова Н. С.* О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (*Crassulaceae*). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 319—329.

*Гинзбург Э. Х., Мирошниченко Е. Я.* Изменчивость морфологических характеристик *Poa pratensis* L. II. Анализ причин корреляционных связей признаков генеративного побега // Изв. СО АН СССР. 1978. Вып. 1. С. 64—71.

*Колосова Л. Д.* Корреляционные плеяды у вероник // Управление и информация. Владивосток. 1971а. С. 92—95.

*Колосова Л. Д.* К вопросу об эволюции корреляционных плеяд (на примере двух видов льнянок) // Журн. общ. биологии. 1971б. Т. 32. № 4. С. 409—416.

*Колосова Л. Д.* Сравнительный анализ изменчивости и корреляционных связей на примере некоторых представителей сем. Норичниковых (*Scrophulariaceae*) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1973. 18 с.

*Кузьмин А. В.* Количественная морфогения растений: анализ корреляционных и факторных систем. Апатиты, 1988. 98 с.

*Меницкий Ю. Л.* Использование количественных оценок сходства в систематике // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 354—371.

*Меницкий Ю. Л.* Дубы Кавказа (Обзор кавказских представителей секции *Quercus*). Л., 1971. 196 с.

*Николаевская Т. С.* Морфологические особенности овсяницы луговой как критерий оценки отдаленных последствий индуцированного мутагенеза. 3. Корреляционные связи // Индуцированный мутагенный процесс в панмиктических популяциях. Петрозаводск, 1994. С. 65—73.

*Олимпиенко Г. С., Лебедева О. Р., Павлова Н. А.* и др. Функциональные особенности растительных популяций при индуцированном мутагенезе. Петрозаводск, 1999. 112 с.

*Пеев Д. Р.* Многомерен статистически анализ при популяции от *Dactylis glomerata* L. subsp. *glomerata* в България // Фитология. 1985. Т. 30. С. 40—60.

*Полуянова В. И.* К изучению структуры ценопопуляции ястребинки волосистой // Структура и организация популяций. Казань, 1985. С. 16—31.

*Полуянова В. И., Любарский Е. Л.* Исследования структуры ценопопуляций гусиной лапчатки и лугового чая в Волжско-Камском заповеднике // Там же. 1985. С. 31—48.

*Ростова Н. С.* Влияние географических и экологических факторов на популяции нивяника обыкновенного. II. Особенности пигментации // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1971. № 15. С. 137—145.

*Ростова Н. С.* Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. I. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 50—66.

*Шмидт В. М.* Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм *Odontites* Zinn (сем. *Scrophulariaceae*) // Применение математических методов в биологии. Л., 1963. Т. 2. С. 81—89.

*Boutin C., Morisset P.* Etudé de la plasticité chez le *Chrysanthemum leucanthemum*. I. Croissance, allocation de la biomasse et reproduction // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. N 11. P. 2285—2298.

*Boutin C., Morisset P.* Etudé de la plasticité chez le *Chrysanthemum leucanthemum.* II. Demographie des parties // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 4. P. 977—983.

*Clausen J., Hiesey W. M.* The balance between coherence and variation in evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, 1960. Vol. 46. P. 494—506.

*Dudley S. A.* Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: a test of adaptive hypoteses // Evolution. 1996a. Vol. 50. N 1. P. 92—102.

*Dudley S. A.* The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation // Evolution. 1996. Vol. 50. N 1. P. 103—110.

*Ecker R., Barzilay A., Osherenko E.* Population means and correlation analyses of growth parameters in lisianthus (*Eustoma grandiflora* Shinn.) // Euphytica. 1994. Vol. 78. P. 193—197.

*Grant M. C., Antonovics J.* Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxanthum odoratum.* I. Phenetic and dynamics // Evolution. 1978. Vol. 32. N 4. P. 822—838.

*Grant V.* Plant Speciation. New York, 1971. 378 p.

*Grant V.* Genetics of flowering plants. New York, 1975. 552 p.

*Haber E. A.* Comparative study of *Pyrola minor* × *Pyrola asarifolia* (*Ericaceae*) and its parental species in North America // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 5. P. 1054—1061.

*Kirsten W., Van Delden Wilke.* Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. I. Population characteristics // Heredity. 1987. Vol. 58. P. 183—192.

*Platenkamp G. A. J., Shaw R. G.* Environmental and genetic constraints on adaptive population differentiation in *Anthoxanthum odoratum* // Evolution. 1992. Vol. 46. N 2. P. 341—352.

*Prager L., H. Schuwerk, R. Schuwerk.* Zur *Leucanthemum*-Arten im Altmuhljura und den benachbarten Gebieten // Berichte Bayer. bot. Ges. 1985. Bd 56. S. 231—233.

*Siddiqui A. A., Srivastav P. K., Shova Beck* et al. Genotypic variability and correlation studies of leaf characters in *Terminalia* species // Ind. J. Genet. 1993. Vol. 53. N 1. P. 85—90.

*Venable L. D., Burquez A. M.* Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of the seed heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum.* I. Variation within and among populations // Evolution. 1989. Vol. 43. N 1. P. 113—124.

*Venable L. D., Burquez A. M.* Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of the seed heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum.* II. Correlation structure // Evolution. 1990. Vol. 44. N 7. P. 1748—1763.

Санкт-Петербургский
государственный университет
E-mail: nrostova@bot.usr.pu.ru

Получено 13 I 1997

## SUMMARY

The application of proposed euristic approach (methods of quantitative evaluation of differences between correlation matrices) is illustrated using comparative analysis of correlation matrices in individual and interpopulational variability of 10 shoot characters in the samples of *Leucanthemum vulgare* Lam., *L. waldsteinii* (Sch. Bip.) Pouzar (= *L. rotundifolium* (Kit.) DC.), *L. subalpinum* (Schur) Tzvel. The differences in the means, the limits variation, the integration level and the correlation structure of the matrices for *L. vulgare* are determined by ecotopic rather than geographical differences. For *L. waldsteinii*, growing in Carpathian Mountains, the factors which determine analogous differences are the altitude and shade. The second Carpathian species, very ecologically specialised *L. subalpinum*, is more stable; this feature is manifested when the means and correlation matrices are compared. Interspecies differences are represented more apparently by interpopulational rather than individual variability and correlation matrices.

ТОМ 85 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2000, № 1

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.264.12 : 576.312

© Т. В. Седова

## СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. X. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА *CHLAMYDOMONAS* ГРУППЫ *PSEUDAGLOË* (*CHLAMYDOMONADALES*, *CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. X. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMYDOMONAS* OF *PSEUDAGLOË*-GROUP (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

Неделящиеся ядра исследованных видов располагаются на апикальном конце клеток, имеют диаметр около 3.5 мкм, широкоовальную до округлой форму и сложный (*C. agloëformis*) или простой (*C. mutabilis*) хромоцентрический тип организации. Митоз *C. agloëformis* сопровождается последовательной сменой типичных стадий. Особенности касаются отдельных деталей, к числу которых следует отнести появление в очень непродолжительной по времени поздней профазе особой светлой зоны и своеобразного скопления хромосом в виде клубка, расположение метафазных хромосом и веретена в слабоокрашивающемся веществе, преобразование в анафазе прямого межзонального веретена в дугообразное, очень растянутую по времени телофазу, задержку цитокинеза и, как следствие, образование двуядерных клеток. Кариотип состоит из одинаковых мелких точкообразных хромосом (n = 10).

Ключевые слова: митоз, *Chlamydomonas*, *Chlorophyta*.

Небольшая по объему, объединяющая всего 11 видов группа *Pseudagloë* — одна из 9 таксономических групп, на которые подразделен род *Chlamydomonas*. Эта группа объединяет виды с характерным пристенным Н-образным хлоропластом и расположенным в его перемычке центральным пиреноидом. Ядро лежит на переднем конце клетки над пиреноидом. Ни один вид ранее не исследовался кариологически.

Статья продолжает серию публикаций, посвященных изучению кариологии водорослей различных групп *Chlamydomonas*. Ее цель — детальное описание митоза, выявление его особенностей и подсчет числа хромосом у *C. agloëformis*.

### Материал и методика

Исследовали штамм 11-1 *Chlamydomonas agloëformis* Pascher и неделящиеся ядра штамма 34.72 *C. mutabilis* Gerloff. Оба штамма из коллекции водорослей Геттингенского университета любезно предоставлены д-ром U. Schlösser.

Детали выращивания (на агаризованной среде М 12), подготовки к фиксации (относительная синхронизация ядерных делений путем регулирования светового режима), фиксации и окраски материала (для светового микроскопа — хром-уксусная смесь в соотношении 100 : 1 и гематоксилин Гарриса, для электронного — глутаровый альдегид на жидкой среде М 12 и осмиевая кислота) изложены ранее (Седова, 1998а). Неделящиеся ядра исследовали в световом и электронном микроскопах, митоз — в световом микроскопе с апохроматическим объективом масляной иммерсии, ×90 (ап. 1.3) и зеленым фильтром, подсчет числа хромосом производили с оранжевым фильтром.

## Результаты и обсуждение

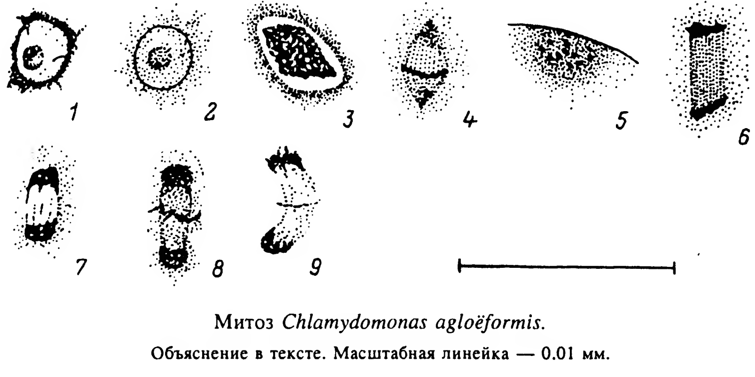
В препаратах *C. agloëformis* одновременно встречаются ядра разной формы — широкояйцевидные и округлые соответственно с интенсивно и слабоокрашивающимся более гомогенным содержимым. В первом случае крупное ядрышко смещено к периферии, во втором — занимает центральное положение (см. рисунок, *1*, *2*). Ядра *C. mutabilis* имеют округлую форму и массивное, расположенное в центре ядрышко. У обоих видов ядра диаметром около 3.5 мкм локализуются на апикальном конце вегетативных клеток около папиллы, всегда над пиреноидом и на одной с ним оси. Ультраструктурные исследования показали, что у *C. agloëformis*, как в ядрах со сложным хромоцентрическим типом организации, хроматин частично скапливается на периферии ядра и на срезах приобретает вид сильно рассеченного ободка, а частично рассеивается по нуклеоплазме в виде немногочисленных мелких хромоцентроподобных тел. Ядра *C. mutabilis* содержат единичные мелкие хромоцентроподобные образования, а периферические скопления отсутствуют, что характерно для простого хромоцентрического типа организации ядра (Седова, 1989).

Перед делением ядра *C. agloëformis* увеличиваются в размерах и на протяжении всего митоза, как и пиреноиды, сохраняют свое первоначальное положение. Клетка из круглой превращается в бобовидную. Жгутики и ядро располагаются у вогнутой стенки, а пиреноид — около выпуклой.

В профазе происходят характерные для этой стадии митоза преобразования ядра. Конденсация хроматина приводит к появлению хромосом. Ядрышко постепенно утрачивает способность окрашиваться и исчезает. В поздней профазе, которая крайне редко встречается в препаратах, контуры ядра становятся нечеткими и начинает различаться особая светлая зона со своеобразным скоплением хромосом в виде клубка (см. рисунок, *3*).

С наступлением метафазы появляется слабоокрашивающееся вещество, в которое погружаются мелкие, не отличающиеся друг от друга точкообразные хромосомы (n = 10). Они образуют сравнительно рыхлую экваториальную пластинку. Мелкое, прямое, слабо дифференцированное веретено ориентируется таким образом, что его длинная ось располагается параллельно длинной оси бобовидной клетки. Центриолей не обнаружено (см. рисунок, *4*, *5*).

К началу анафазы компактно расположенные сестринские хромосомы расходятся в противоположные стороны. Одновременно начинается формирование межзонального веретена (см. рисунок, *6*). Когда сестринские хромосомы достигают полюсов веретена, межзональное веретено утрачивает свою четкость и преобразуется в дугообразное (см. рисунок, *7*—*9*). По всему периметру центральной части клетки перпендикулярно к длинной оси веретена возникает характерное уплотнение цитоплазмы (см. рисунок, *8*, *9*), предшествующее образованию клеточной перегородки. В конце анафазы хромосомы начинают утрачивать способность окрашиваться.



Митоз *Chlamydomonas agloëformis*.

Объяснение в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Телофаза — очень продолжительная фаза митоза, которая иногда заканчивается после завершения цитокинеза. Межзональное веретено перестает различаться. Сестринские ядра обычно располагаются друг против друга, прилегая к клеточной перегородке. Одновременно в исследованном материале присутствуют двуядерные клетки с прилегающими друг к другу телофазными или даже посттелофазными ядрами.

Пиреноид сохраняется на протяжении всего митоза. В метафазе он начинает вытягиваться, в анафазе — гантелевидно перешнуровывается. К началу цитокинеза 2 вновь образовавшихся пиреноида расходятся в противоположные стороны и впоследствии каждая из сестринских клеток получает по одному пиреноиду.

Итак, группа *Pseudagloë* объединяет виды с разным типом организации ядра — простым (*C. mutabilis*) и сложным (*C. agloëformis*), причем своеобразие последнему придает сильно рассеченный ободок, состоящий из мелких обособленных фрагментов, часть которых морфологически неотличима от хромоцентроподобных тел, рассеянных по нуклеоплазме. Как отмечалось ранее (Седова, 1989), четкая граница между простым и сложным хромоцентрическими типами организации ядер отсутствует из-за многочисленных переходов между ними. Ядра *C. agloëformis* — пример одного из них. Аналогичное промежуточное положение занимают ядра у представителей таксономически близкой группы *Agloë* (Седова, 1999).

Специфику митозу *C. agloëformis* придает поздняя профаза с особой светлой зоной и характерным скоплением хромосом в виде клубка. Образование клубка встречается в препаратах очень редко. Тем самым подтверждается ранее высказанное предположение (Седова, 1999) о стремительности этого этапа митоза.

Существование светлой зоны, как и у *C. yellowstonensis* Kol (группа *Sphaerella*) (Седова, 1998а), ограничивается очень коротким периодом поздней профазы в отличие от *C. pyrenoidosa* Deason et Bold (группа *Pleiochloris*) и *C. aculeata* Korschikoff (группа *Amphichloris*), у которых эта зона сохраняется значительно дольше, вплоть до телофазы (Седова, 1998б, в).

В метафазе начинает различаться характерное слабоокрашивающееся вещество с погруженными в него хромосомной пластинкой и веретеном, аналогично тому, как это происходит у *C. radiata* Deason et Bold, *C. philotes* Lewin (группа *Agloë*) и у *C. yellowstonensis* (группа *Sphaerella*). Далее, обращают на себя внимание приуроченное к анафазе преобразование прямого межзонального веретена в дугообразное и заметное сближение сестринских хромосом друг с другом. Позднее, после разрушения межзонального веретена, движение сестринских хромосомных групп навстречу друг другу возобновляется, и в конце концов вновь образующиеся ядра оказываются лежащими рядом. Подобное двухэтапное перемещение сестринских хромосом, вызванное сначала преобразованием межзонального веретена, а затем его распадом, прослеживается также у *C. yellowstonensis* (Седова, 1989). Митоз *C. agloëformis* отличается, с одной стороны, очень продолжительной телофазой, которая завершается иногда только после образования сестринских клеток, с другой — появлением значительного количества двуядерных клеток, что свидетельствует о задержке цитокинеза. Чем это вызвано, пока не ясно.

Обследование представителей других групп *Chlamydomonas* позволит более точно очертить для каждой из них в отдельности круг общих и специфических кариологических характеристик.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Седова Т. В.* Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VI. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Sphaerella* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 1. С. 50—53.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VII. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Pleiochloris* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 8. С. 43—46.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VIII. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Amphichloris* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998в. Т. 83. № 10. С. 32—35.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. IX. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Agloë* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 60—63.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 VI 1998

## SUMMARY

The karyology of *Chlamydomonas agloëformis* and the nuclear morphology of *C. mutabilis* are described. In both species the non-dividing nuclei are widely ovoid or roundish, about 4 µm in diameter each, with a solitary compact nucleolus. The nuclei are located in the anterior part of the cell. The detail ultrastructural studies of *C. agloëformis* show that the condensed chromatin is scattered in the form of chromocenter-like bodies anywhere in the nuclear interior being especially concentrated adjacent to the nuclear envelope where they form a highly interrupted ring (the complex chromocenter type organization). In *C. mutabilis* in contrast to *C. agloëformis* the condensed chromatin appears only as a few minute chromocenter-like bodies distributed all over the nucleus (the simple chromocenter type organizaion).

The mitosis follows the normal pattern although the details reveal some interesting features. Prior to the division the nucleus remains in its starting (interphase) position. The onset of mitosis is signaled by several nuclear changes which occur more or less simultaneously. The size of the nucleus increases and its shape changes. During prophase the nucleolus begins to lose its stainability. The chromatin condenses in chromosomes. At the late prophase the distinctive light unstainable (clear) zone is revealed and the forming chromosomes show a congregation in the form of a clew. This period is very short.

In the metaphase the faintly-stained substance appears. The similar to each other small dot-like chromosomes (n = 10) are arranged in equatorial plate and are embedded in this substance. The straight taper spindle is formed. The longitudinal axes of the spindle and cell are parallel to each other. At the onset of anaphase the interzonal spindle is developed between the groups of sister chromosomes. Later the spidle becomes bow-shaped. As a result, these groups slightly approach to each other. The septum originates in the cell.

Telophase is a very prolonged stage of mitosis. Sometimes the telophase nuclei are noted even in the recently formed sister cells. Simultaneously binucleate cells appear. These cells probably arise by the inhibition of cytokinesis.

The pyrenoid is presented throughout mitosis.

---

УДК 582.232.5(985)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

### © Е. Н. Патова, М. В. Гецен, М. Д. Сивков

# *NOSTOC COMMUNE* (*CYANOPHYTA*) В ТУНДРАХ РОССИЙСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ

E. N. PATOVA, M. V. GETZEN, M. D. SIVKOV. *NOSTOC COMMUNE* (*CYANOPHYTA*) IN TUNDRAS OF THE RUSSIAN ARCTIC

Обобщены данные об особенностях распространения, морфологии и азотфиксирующей активности наземной синезеленой водоросли *Nostoc commune* в различных тундровых районах Российской Арктики.

Ключевые слова: *Nostoc commune*, биология, распространение, Российская Арктика.

*Nostoc commune* Vauch. — представитель *Cyanophyta*, способный образовывать мощные макроскопические колонии и фиксировать молекулярный азот. Этот вид

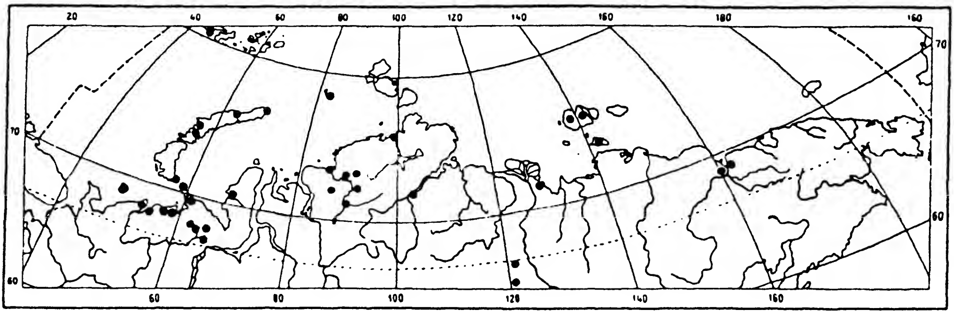


Рис. 1. Распространение *Nostoc commune* в Российской Арктике.

широко распространен в напочвенном покрове растительных сообществ всех основных зональных типов растительности Евразии (Драганов, 1965; Голлербах, Штина, 1969; Новичкова-Иванова, 1980; Базова, Хайлоев, 1982; Mollenhauer, 1986; Кузяхметов, 1989). Многие исследователи отмечали этот вид в пятнистых тундрах и сырых кочковатых болотах по побережью и на островах Северного Ледовитого океана (архипелаги Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Новосибирские о-ва) (Еленкин, 1936; Городков, 1956; Новичкова-Иванова, 1963; Александрова, 1963), а также на Центральном и Западном Таймыре, включая его побережье (Тихомиров, 1957, 1963; Ермолаев, 1979; Сдобникова, 1986), и в Якутии (Комаренко, Васильева, 1975) (рис. 1). В перечисленных работах содержатся в основном флористические и геоботанические сведения с краткой информацией о распространении ностока в растительных сообществах. При этом обсуждается особая роль этого вида в первоначальных процессах биологического освоения остаточно-поверхностно-глеевых почв. Однако существует настоятельная необходимость оценки одной из существенных физиологических особенностей этой водоросли в условиях тундровых экосистем — способности к азотфиксации, которая до сих пор остается малоисследованной.

Для зарубежного сектора Арктики имеются сведения о распространении и азотфиксирующей активности ностока в канадских арктических пустынях на о-ве Девон, Аляске и ряде других высокоарктических регионов (Alexander, Schell, 1973; Stutz, Bliss, 1975; Henry, Svoboda, 1986; Lennihan, Dickson, 1989; Lennihan et al., 1994). Этот вид отмечен среди организмов-доминантов в суровых природных условиях антарктических экосистем (Fogg, Stewart, 1968; Horne, 1972; Петров, 1984).

В настоящей работе на основе материалов многолетних собственных наблюдений и литературных сведений обобщены представления об особенностях распространения, морфологии и азотфиксирующей активности *N. commune* в тундрах российского сектора Арктики.

## Материал и методика

Сборы были проведены (июнь—сентябрь 1987—1997 гг.) в различных растительных сообществах тундровой зоны (табл. 1; рис. 1) (в подзонах арктических, а также северных и южных гипоарктических тундр) (Атлас Арктики, 1985). В Воркутинском промышленном районе (ВПР) растительные сообщества с участием ностока изучали на стационарных профилях условно-фоновых и импактных зон (выбросы цементного завода). Выполнены сборы макроскопических разрастаний ностока для морфометрических наблюдений, измерения биомассы и химического анализа. Изучение морфологии включало определение размеров и состояния талломов, нитей, вегетативных клеток и гетероцист. При массовом развитии этой водоросли в различных растительных сообществах биомассу и проективное покрытие определяли следующим образом: на площади в 20—25 м$^2$ случайным образом выбирали 5—10 площадок по 0.06 м$^2$, на которых оценивали площадь (в %) поверхностных разрастаний ностока. Поскольку

## ТАБЛИЦА 1

Распространение *Nostoc commune* в арктических и гипоарктических тундрах

| Местонахождение, географическая широта | Растительные сообщества или место отбора водоросли; почва | Обилие; биомасса, мг сух.массы/0.06 м$^2$; проективное покрытие, %/0.06 м$^2$ | Литературный источник |
|---|---|---|---|
| | Арктические тундры | | |
| О-в Земля Александры (Земля Франца-Иосифа), 81° с. ш. | Мохово-лишайниковые группировки; плотные суглинки | Обильно | Новичкова-Иванова, 1963; Александрова, 1983 |
| П-ов Жилой (о-в Октябрьской Революции, Северная Земля), 80° с. ш. | Злаково-мохово-лишайниковые | » | Александрова, 1983 |
| О-в Скотт-Келти, 80° с. ш. | Плато, лужи, влажные мхи | Единично, обильно | Ширшов, 1935 |
| О-в Визе, 79° с. ш. | На побережье, лужи | Единично | То же |
| Мыс Желания (Новая Земля), 77° с. ш. | Моховые гипновые лужи | Обильно | » » |
| Русская гавань (Новая Земля), 76° с. ш. | Моховые лужи | Единично | » » |
| Сульменева губа (Новая Земля), 74° с. ш. | Склон морены и лужи; камень, глина | » | » » |
| Мыс Смирнова (Новая Земля), 74° с. ш. | Склон морены, дерновинки гипновых мхов | » | » » |
| Система Гавриловских озер (Новая Земля) | По берегам | Обильно | Флеров, 1925 |
| Система Шмидтовских озер (Новая Земля) | В литоральной зоне, среди высших растений | » | То же |
| Мыс Меншикова (Новая Земля), 72°42′ с. ш. | Пятнистые моховые тундры, кустарничково-моховые, травяно-моховые, мохово-лишайниковые тундры, осоково-пушицевые болота | Обильно; 158—5000 мг; 15—95 % | Наши данные (июль—август 1993 г.) |
| О-в Котельный (Новосибирские о-ва), 75° с. ш. | Гипновые болота, овражные луговины, термокарстовые болота, дюпонтиевые болота, моховые полигональные пустыни, трещиновато-пятнистые пустыни, горные пустыни; глеевые, слабооглеенные суглинки, торфяно-глеевые щебнистые суглинки | Много, очень много, довольно много, мало, единично | Городков, 1956 |
| Мыс Стерлегова (устье р. Нижней Таймыры, Центральный Таймыр), 76° с. ш. | Осоково-моховые пятнистые тундры, голые пятна | Обильно | Тихомиров, 1957, 1963 |
| Окрестности бухты Тикси (низовья р. Лены), 72° с. ш. | Склон горы, пятнистая тундра | » | Знаменская, 1961 (по: Тихомиров, 1963) |

| Местонахождение, географическая широта | Растительные сообщества или место отбора водоросли; почва | Обилие; биомасса, мг сух. массы/0.06 м$^2$; проективное покрытие, %/0.06 м$^2$ | Литературный источник |
|---|---|---|---|
| | Гипоарктические тундры | | |
| Поселки Агапа, Тарея, мыс Входной, р. Пясина (Западный Таймыр), 71—74° с. ш. | Мелководные озерки, болотца, лужи; пятнистые тундры | Обильно (сырой вес 65—133 г/м$^2$) | Ермолаев, 1979 |
| Среднее течение р. Пясины, устье р. Дудыпты, окрестности пос. Кресты (Таймыр), 72° с. ш. | Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра | Обильно | Сдобникова, 1986 |
| Устье р. Бикада, среднее течение р. Пясины, район Хатанги (Таймыр), 71° с. ш. | Травяно-моховая, кустарничково-травяно-моховая тундра | » | Перминова, 1990 |
| Устье р. Мордыяха (п-ов Ямал), 70° с. ш. | Пятнисто-моховая тундра | » | То же |
| Мыс Болванский Нос (о-в Вайгач), 70°28′ с. ш. | Пятнистые моховые тундры, кустарничково-моховые, травяно-мохово-лишайниковые тундры, осоково-пушицевые болота | Обильно; 250—4480 мг; 20—93 % | Наши данные (июль—август 1993 г.) |
| Нижнеколымская тундра, окрестности пос. Походск (устье р. Колыма), 69° с. ш. | В сырых низинах, мелких высохших водоемах | Обильно на площадках по 50—80 см | Комаренко, Васильева, 1975 |
| Мыс Белый Нос (п-ов Югорский), 69°36′ с. ш. | Пятнистые кустарничково-моховые тундры, травяно-моховые заболоченные тундры, мохово-лишайниковые тундры, осоково-пушицевые болота | Очень много, обильно; 90—3500 мг; 15—89 % | Наши данные (июль 1993 г.) |
| Оз. Кривое (о-в Колгуев), 69° с. ш. | Ерниково-кустарничково-моховая бугорковатая тундра | 20—400 мг; 5—35 % | То же |
| Пос. Варандей, оз. Торавей, 68°42′ с. ш. | Пятнистая ерниково-ивнячково-моховая тундра, осоково-моховая заболоченная тундра | 50—3400 мг; 10—80 % | Наши данные (июль—август 1992 и 1993 гг.) |
| Мыс Болванский Нос (дельта р. Печоры), 68°20′ с. ш. | Пятнистая мохово-лишайниковая тундра; тундровая глеевая почва | 1800—4100 мг; 60—100 % | Наши данные (июнь—сентябрь 1997 г.) |
| Верховья р. Кары р. Уса (Полярный Урал), 68° с. ш. | Пятнистая дриадово-моховая тундра, пятнистая кустарничково-моховая, осоково-травянистая заболоченная тундра | 70—524 мг; 20—80 % | Наши данные (июль—август 1987—1996 гг.) |
| Окрестности г. Воркута, 67° с. ш. | Пятнистая ерниково-ивняково-моховая, кустарничково-лишайниково-моховая, крупноивняковая моховая, пятнистая дриадово-моховая тундра; тундровая глеевая почва | 39—3060 мг; 10—90 % | Наши данные (июнь—сентябрь 1987—1997 гг.) |

их проективное покрытие даже на такой маленькой площади в условиях мозаичного растительного покрова крайне неоднородно, пересчет биомассы на 1 м$^2$ не проводили. Макроскопические колонии тщательно отмывали от частиц почвы и растительных остатков, высушивали в сушильном шкафу при 105 °С и после взвешивания рассчитывали средние показатели биомассы для конкретного сообщества (Хазиев, Кабиров, 1986). Азотфиксацию определяли методом ацетиленовой редукции (Stewart et al., 1968) на газовом хроматографе марки Schimadzu. Химический анализ талломов *N. commune* выполнен в лаборатории «Экоаналит» Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Пробы подготовлены и проанализированы по стандартным методикам. Содержание общего азота (в сухом веществе, %) определено методом газовой хроматографии на автоматическом анализаторе азота ANA-1500 А. М. Естафьевой, за что авторы ей искренне благодарны.

## Результаты и обсуждение

### *Распространение водоросли*

В разнообразных фитоценозах арктических и гипоарктических тундр наиболее характерными экотопами для поселения *N. commune* являются голый грунт и моховая дернина (табл. 1). Носток входит в число доминантов не только альгосинузий, но в благоприятные для развития водоросли периоды может преобладать среди других криптогамных растений по проективному покрытию и биомассе. Наибольшие показатели нами отмечены в арктических тундрах для пятнистых осоково-моховых сообществ, а в гипоарктических — для пятнистых ерниково-ивняково-моховых. На оголенных пятнах различных типов тундр и в сильно увлажненных осоково-моховых ценозах проективное покрытие водоросли на учетных площадках достигало 80—95 %. Максимальные значения биомассы составили 4.5—5.0 г сух. массы/0.06 м$^2$. Для арктических тундр средние показатели биомассы выше, чем для гипоарктических. Это объясняется большей нарушенностью почвенного покрова при криогенных процессах: носток развивается особенно обильно на открытом грунте.

В местах массового разрастания *N. commune* нами было отмечено 5 видов лишайников, 19 мохообразных и 23 вида цветковых, флористический состав которых в различных сообществах довольно сходен (Патова, 1993). Макроскопические колонии ностока чаще всего отмечали на следующих видах мхов (определения Г. В. Железновой): под высокорослыми ивами — *Hypnum lindbergii* Mitt., *Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr.; под ерником и ивами — *Drepanocladus intermedius* (Lindb.) Warnst., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum groenlandicum* Brid.; в сырых ложбинах — *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe; под мелким ерником, багульником и дриадой — *Distichium inclinatum* (Hedw.) B. S. G., *Brachithecium albicans* (Hedw.) B. S. G., *Brium* sp.; на сильно увлажненных зарастающих пятнах в окружении мелких кустарничков — *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Campylium protensum* (Brid.) Kindb. Тесная сопряженность в тундре ностока со мхами отмечалась многими авторами, в том числе и для Большеземельской тундры (Перминова, 1990).

В колониальной слизи ностока находят благоприятные условия для развития другие виды водорослей. С использованием питательных сред выявлено 7 видов желтозеленых, 9 — зеленых и 26 видов синезеленых водорослей (Патова, 1993). В местах интенсивного разрастания ностока развивается специфичная для тундровых почв альгогруппировка, в составе которой носток тесно сопряжен с другими азотфиксирующими видами — *Stigonema ocellatum* (Dullv.) Thur., *S. minutum* (Ag.) Hass. emend. Elenk., *Scytonema crustaceum* Ag., *Calothrix braunii* Born. et Flah. (Гецен и др., 1994).

ТАБЛИЦА 2

Размерные характеристики *Nostoc commune*

| Район | Размеры клеток, мкм | Размеры гетероцист, мкм |
|---|---|---|
| Новая Земля | 4.7±0.5 | 7.1±0.5 |
| О-в Вайгач | 4.1±0.22 | 7.2±1.3 |
| П-ов Югорский | 4.4±0.59 | 6.4±0.86 |
| О-в Колгуев | 4.2±0.48 | 6.7±0.56 |
| Варандей | 4.2±0.45 | 7.4±0.6 |
| Полярный Урал | 3.8±0.46 | 5.6±0.66 |
| Воркута (фон) | 3.6±0.62 | 6.2±0.57 |
| Воркута (антропоген) | 3.0±0.38 | 4.8±0.62 |

### *Особенности морфологии*

Известна необычайная полиморфность *Nostoc commune*. В арктических и высокогорных областях развивается в основном форма *N. commune* f. *ulvaceum* Elenk. (Еленкин, 1936). Этой формой представлены и большинство обследованных нами колоний из различных районов восточноевропейских тундр. Значительно реже была отмечена *N. commune* f. *sphaericum* Vauch. Морфология талломов ностока зависит от условий их местообитания. В сырых лужах и других сильновлажных экотопах они имеют вид тонких зеленых, оливково-зеленых, желтоватых или коричневых лопастных пластин размерами до 15—30 см. На пятнах промораживания слоевища имеют форму распластанных кожистых пленок большей толщины и более мелких размеров (3—10 см), часто сильно морщинистых и темно-коричневого цвета.

Исследованные нами колонии ностока можно разделить на 3 морфологические группы. К первой отнесены крупные, кожистые, непрозрачные, от темно-коричневого до темно-зеленого цвета колонии толщиной до 3 мм. Нити в колониях густо переплетены, довольно часто окружены слизистыми чехлами. Ко второй группе отнесены средние по толщине (0.5—1 мм) полупрозрачные, эластичные, от светло-коричневого до зеленого цвета колонии, в которых нити расположены более рыхло, слизистые влагалища встречаются редко. Третью группу образуют очень тонкие (менее 0.1 мм), прозрачные, светлые с сине-зеленым оттенком колонии с рыхлым расположением нитей, у которых чехлы встречаются очень редко. Эти различия несомненно обусловлены не только условиями среды местообитания, но и возрастом колоний.

Анализ полученных результатов по изучению морфологии ностока показал (табл. 2), что размеры клеток колеблются в пределах 2.5—6.0 мкм, гетероцист — 4.5—9.0 мкм. Наблюдается тенденция уменьшения размеров с севера на юг. Для колоний *N. commune*, собранных в растительных сообществах зоны влияния пылевых выбросов цементного завода, отмечено изменение морфологии талломов ностока с незначительным отклонением в размерах клеток и гетероцист. Колонии становятся мельче, более компактны и сильно извилисты с утолщенным слизистым перидермом. Изменяется окраска и удлиняется срок высыхания талломов, что, вероятно, вызвано аккумуляцией в слизистом чехле пылевых выбросов. Интересно отметить, что в течение ряда сезонов только в этом районе у ностока наблюдалось образование и прорастание спор, которые для этого вида отмечаются очень редко.

### *Содержание азота и азотфиксирующая активность*

Широко известна роль ностока в обогащении почвы азотом на первоначальных этапах биологического освоения голых грунтов. В талломах водорослей из обследованных нами условно-фоновых районов содержание общего азота изменялось в пределах 2.6—4.2 % от воздушно-сухой массы вещества (рис. 2). Среди изученных растений тундры (Тихомиров, 1963; Ермолаев, 1979; Грунина, Гецен, 1984; Грунина, Овсова, 1996) накопление азота ностоком соизмеримо с накоплением этого элемента бобовыми (3.18—4.56 %) и азотфиксирующими лишайниками (1.3—3.8 %). При этом оно выше, чем содержание азота в неазотфиксирующих лишайниках (0.35—0.74 %), зеленых мхах (0.7—1.3 %), кустарниках, кустарничках (0.9—1.98 %) и травянистых растениях (1.77 %). На импактных же участках Воркутинской тундры содержание общего азота в колониях ностока снижается примерно в 1.5—2 раза. Из других изученных элементов носток в больших количествах аккумулирует кальций, железо и калий (Патова и др., 1998).

Проведенные в высокоширотных регионах рядом исследователей (Alexander, Schell, 1973; Stutz, Bliss, 1975; Гецен, Костяев, 1989; Lennihan, Dickson, 1989; Lennihan et al., 1994) измерения азотфиксирующей активности ностока показали, что этот вид среди криптогамов является основным азотфиксирующим компонентом тундровых экосистем. Азотфиксирующая активность ностока, измеренная методом ацетиленовой редукции при температуре 18—20 °С, находится в диапазоне 500—5400 нмоль $C_2H_4$/(г · ч) (табл. 3). Наблюдается закономерное повышение у *N. commune* интенсивности процесса от более северных регионов к южным (Lennihan, Dickson, 1989; Lennihan et al., 1994). Отмечается тенденция увеличения в талломах водоросли содержания общего азота с севера на юг (рис. 2). Сопоставление полученных данных по содержанию общего азота в ностоке с Новой Земли с результатами исследований азотфиксирующей активности, проведенных в сходных природных условиях на о-ве Девон (Lennihan et al., 1994), и результатами полевых экспериментов для колоний ностока, собранных в южных тундрах России, подтверждает, что накопление общего азота и интенсивность процесса азотфиксации в арктических тундрах ниже. Максимальные значения азотфиксирующей активности при температурах 15—20 °С, отмеченные для *Nostoc* в канадских арктических тундрах, достигали 2119 нмоль $C_2H_4$/(г · ч), а среднее содержание общего азота в *Nostoc* из арктических регионов по нашим данным не превышало 2.6 % от воздушно-сухой массы талломов. Для субарктических тундр при таких же условиях скорость фиксации азота у ностока имела максимальные значения на уровне 3100—3300 нмоль $C_2H_4$/(г · ч), среднее содержание общего азота составляло 3.9 % от воздушно-сухой массы.

Интенсивность азотфиксации *N. commune* и содержание в нем общего азота на импактных участках (окрестности цементного завода) Воркутинского промышленного района (221 ± 91 нмоль $C_2H_4$/(г · ч) и 1.7 % соответственно) отличались от значений, полученных для условно-фоновых районов (590 ± 105 нмоль $C_2H_4$/(г · ч) и 3.9 % соответственно); средние значения ацетиленовой редукции для 8—12 повторностей получены в результате лабораторных исследований, измерения проводили при 8 °С, при плотности потока падающей радиации 60 мкмоль/(м$^2$ · с).

Как видно, скорость азотфиксации и содержание общего азота в талломах *Nostoc* в импактном районе снизилось по сравнению с фоном примерно в 2—2.5 раза. В верхних горизонтах почвы у цементного завода по сравнению с фоновыми значениями в 3—5 раз завышено содержание нитратов (Зоны..., 1988), но содер-

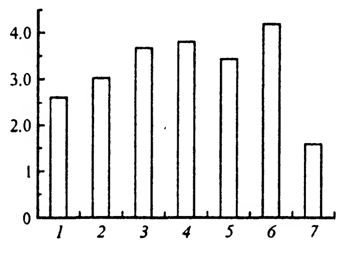


Рис. 2. Содержание общего азота в талломах *Nostoc commune* по районам исследований.

По вертикальной оси — общий азот, % от сухой массы; по горизонтальной оси — районы: *1* — Новая Земля, *2* — о-в Вайгач, *3* — мыс Болванский Нос, *4* — о-в Колгуев, *5* — Варандей, *6* — Воркута (фон), *7* — Воркута (антропоген).

ТАБЛИЦА 3

Показатели азотфиксирующей активности ностока в высокоширотных регионах

| Район | t, °С | Скорость азотфиксации, нмоль $C_2H_4$/(г · ч) | Источник |
|---|---|---|---|
| Шпицберген, 79° с. ш. | 18 | 1010—1400 | Endal, Solheim, 1989 (по: Гецен, Костяев, 1989) |
| Там же | 19 | 0.22—1.23 нмоль $C_2H_4$/см$^2$ · ч | Liengen, Olsen, 1997 |
| О-в Девон, 75° с. ш. | 20 | 1700—2400<br>до 2119 | Lennihan et al., 1994 |
| Там же | — | 5400 | Stutz, Bliss, 1975 |
| Окрестности г. Воркуты, 67° с. ш. | — | 3300 | Гецен, Костяев, 1989 |
| Там же | 18—20 | 3070—3400 | Наши данные |

жание азота в талломах ностока оставалось низким. Доля в общем азоте, приходящаяся на нитратные формы, поступающие в талломы из почвы, по сравнению с азотфиксацией незначительна. На содержание азота и азотфиксацию оказывала влияние высокая концентрация ряда макро- и микроэлементов, накапливающихся в ностоке вследствие аккумуляции техногенного загрязнения (Патова и др., 1998). Тенденцию снижения содержания общего азота наблюдали до определенного значения — 1.4—1.6 % от воздушно-сухой массы. Этому пороговому значению соответствуют максимально низкие значения фиксации атмосферного азота колониями ностока, дальнейший процесс не регистрировали вообще.

Из всего вышесказанного следует, что содержание общего азота у *N. commune* выше определенной величины (1.4—1.6 % от воздушно-сухой массы) определяется в основном интенсивностью процесса азотфиксации, которая в свою очередь зависит от морфологических особенностей талломов, от степени и характера антропогенной нагрузки, а также от сезонного температурного и светового режима среды обитания водоросли в арктических и субарктических тундрах.

Таким образом, широкое распространение *N. commune* в арктических и гипоарктических тундрах, быстрое нарастание и отмирание его биомассы, способность к фиксации азота и высокое его содержание в талломах водоросли еще раз подтверждают особое место вида в структурно-функциональной организации наземных фитоценозов на бедных по азоту криогенных почвах. Под влиянием антропогенных факторов происходит снижение интенсивности процесса фиксации молекулярного азота и содержания общего азота; эти показатели могут быть использованы как тестовые при мониторинговых исследованиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-48390).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александрова В. Д.* Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Тр. Арктич. и Антарктич. ин-та. Л., 1963. Т. 224. С. 6—36.

*Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь. Л., 1983. С. 88—89.

*Атлас* Арктики. М., 1985. 204 с.

*Базова Г. А., Хайлоев С. О.* О биомассе и продуктивности почвенных водорослей горных пустынь Западного Памира // Экология. 1982. № 4. С. 90—92.

*Гецен М. В., Костяев В. Я.* Экология азотфиксации в тундре. Сыктывкар, 1989. 24 с.

*Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н.* Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 147 с.

*Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.

*Городков Б. Н.* Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг) // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1956. Вып. 2. С. 7—132.

*Грунина Л. К., Гецен М. В.* Биогенная аккумуляция азота растениями тундровой зоны. Сыктывкар, 1984. 32 с.

*Грунина Л. К., Овсова Т. А.* Биогенная аккумуляция азота, зольных элементов и тяжелых металлов споровыми растениями в условиях Большеземельской тундры // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в районах разведки, добычи и транспортировки нефти и газа. Сыктывкар, 1996. С. 40—49.

*Драганов С. Й.* Распространение на *Nostoc commune* Vauch. върху почвите в България // Изследвания върху водорасловата флора на почвите в България. София, 1965. С. 123—128.

*Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л., 1936. 678 с.

*Ермолаев В. И.* Экологические особенности и значение *Nostoc commune* f. *ulvaceum* Elenk. // Экология. 1979. № 2. С. 94—96.

*Зоны* загрязнения снежного покрова вокруг городов на территории СССР. Каталог. Л., 1988. 125 с.

*Комаренко Л. Е., Васильева И. И.* Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

*Кузяхметов Г. Г.* Продукция ностока обыкновенного (*Nostoc commune* Vauch.) в степных сообществах и ее связь с условиями местообитания // Биол. науки. 1989. № 12. С. 45—46.

*Новичкова-Иванова Л. Н.* Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 42—53.

*Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., 1980. 256 с.

*Патова Е. Н.* Особенности расселения *Nostoc commune* Vauch. в фитоценозах восточной части Большеземельской тундры // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 31—37.

*Патова Е. Н., Гецен М. В., Сивков М. Д.* Почвенная водоросль *Nostoc commune* Vauch. — биоиндикатор состояния тундровых экосистем // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. на II (X) съезде Рус. бот. о-ва. СПб., 1998. С. 113.

*Перминова Г. Н.* Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. Деп. в ВИНИТИ, № 4471—В90. 41 с.

*Петров Ю. Е.* Количественные показатели развития почвенных водорослей в районе станции Беллинсгаузен // Двадцать пятая советская антарктическая экспедиция: Тр. сов. антарктич. экспедиции. Т. 79. Л., 1984. С. 87—90.

*Сдобникова Н. В.* Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 68—79.

*Тихомиров Б. А.* Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1691—1717.

*Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963. С. 106—108.

*Флеров Б. К.* Пресноводные водоросли Белушьего полуострова на Новой Земле // Тр. плавучего Морского науч. ин-та. М., 1925. Т. 1. Вып. 12. С. 13—48.

*Хазиев Ф. К., Кабиров Р. Р.* Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа, 1986. 171 с.

*Ширшов П. П.* Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Арктич. ин-та. Л., 1935. Т. 14. С. 73—162.

*Alexander V., Schell D. M.* Seasonal and spatial variation of nitrogen fixation in the Barrow, Alaska, tundra // Arct. Alp. Res. 1973. Vol. 5. P. 77—88.

*Fogg G. E., Stewart W. D. P.* In situ determinations of biological nitrogen fixation in Antarctica // British Antarctic Survey Bulletin. 1968. Vol. 15. P. 39—46.

*Henry G. H., Svoboda J.* Dinitrogen fixation (acetilene reduction) in high arctic sedge meadow communities // Arct. Alp. Res. 1986. Vol. 18. P. 181—187.

*Horne A. J.* The ecology of nitrogen fixation on Signy Island, South Orkney Islands // British Antarctic Survey Bulletin. 1972. Vol. 27. P. 1—18.

*Lennihan R., Dickson L. G.* Distribution, abundance and physiological aspects of *Nostoc commune* in a high Arctic ecosystem // J. Phycology. 1989. Vol. 25. N 2. 16 p.

*Lennihan R., Chapin D. M., Dickson L. G.* Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune* // Can. J. Bot. 1994. Vol. 72. P. 940—945.

*Liengen T., Olsen R. A.* Nitrogen fixation by cyanobacteria form different coastal sites in a high Arctic Tundra, Spitzbergen // Arct. Alp. Res. 1997. Vol. 29. N 4. P. 470—477.

*Mollenhauer D.* Blaualgen der Gattung *Nostoc* — ihre Rolle in Forschung und Wissenschaftsgeschichte. III, IV // Natur und Museum. 1986. Bd 116. H. 2. S. 43—59; H. 4. S. 104—112.

*Stewart W. D. P., Fitzgerald G. P., Burris R. H.* Acetylene reduction by nitrogen fixing blue-green algae // Arch. Microbiol. 1968. Vol. 62. N 4. P. 336—348.

*Stutz R. C., Bliss L. C.* Nitrogen fixation in soils of Truelove Lowland, Devon Island, Northwest Territories // Can. J. Bot. 1975. Vol. 25. P. 1387—1399.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар
Экологический центр по изучению и охране
восточноевропейских тундр
Воркута
E-mail: patova@ib.ksc.komi.ru

Получено 7 XII 1998

## SUMMARY

Distribution, morphology, nitrogen-fixing activity of a terrestrial blue-green *Nostoc commune* (*Cyanophyta*) found in different regions of the Russian Arctic are recorded.

---

УДК 582.675.1 (571.6) : 576.316.7

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

© **В. Н. Стародубцев**

# О КАРИОТИПЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *PULSATILLA INTEGRIFOLIA* (*RANUNCULACEAE*)

## V. N. STARODUBTSEV. ON THE KARYOTYPE AND TAXONOMIC STATUS OF THE *PULSATILLA INTEGRIFOLIA* (*RANUNCULACEAE*)

Приведены новые данные о кариотипе эндемичного для о-ва Сахалин, редкого вида *Pulsatilla integrifolia*. Они свидетельствуют о существенном сходстве кариотипа *P. integrifolia* с кариотипами других видов рода и, подобно ранее полученным автором результатам морфологического и карполого-анатомического изучения прострелов, не подтверждают распространенного мнения о принадлежности *P. integrifolia* к самостоятельному роду *Miyakea*, который предложено принимать за монотипную секцию *Miyakea* рода *Pulsatilla*.

Ключевые слова: *Pulsatilla*, кариотип.

*Pulsatilla integrifolia* Tatewaki et Ohwi ex Miyabe et Tatewaki — редкий вид, эндемичный для о-ва Сахалин. На острове распространен преимущественно в подгольцовом и гольцовом поясах Восточно-Сахалинских гор, но отдельные популяции вида иногда встречаются и на более низких высотах, например на старых гарях в лесном поясе.

Многие исследователи флоры Дальнего Востока традиционно принимали *P. integrifolia* за самостоятельный род *Miyakea* Miyabe et Tatewaki. Однако, как справедливо указывал М. Г. Попов (1951 : 338), последний таксон «...очень близок к роду *Pulsatilla*, отличный от него только оригинальными цельными листьями, но не по цветку или плоду; вероятно, его в широком мировом плане можно считать за секцию рода *Pulsatilla*». Действительно, результаты соответствующей ревизии подтрибы *Anemoninae* Spach подтвердили обоснованность высказанной Поповым точки зрения (Стародубцев, 1991а). Вместе с тем первые (и до сих пор единственные) данные по кариологии *P. integrifolia*, полученные К. П. Улановой с соавт. (1987) в результате изучения образцов одной популяции, привели авторов работы к выводу о значительной кариологической обособленности *P. integrifolia* от других видов рода. Однако анализ этих данных показал, что высказанное заключение основано, к сожалению, на недостаточно полном материале и едва ли может быть признано вполне корректным (Стародубцев, 1990).

Настоящая работа посвящена результатам анализа новых данных о кариологии *P. integrifolia* в связи с дискуссией о его систематическом положении; исходные материалы получены нами в 1990 г. в период работы в Ботаническом саду ДВО РАН (Владивосток).

## Материал и методика

Кариологические препараты приготовляли из кончиков корней проростков по методике, подробно описанной ранее (Стародубцев, 1983, 1991б). Орешки *P. integrifolia*, взятые с дубликатов гербарного образца «Сахалинская обл., о-в Сахалин, Нобельский хребет, гора Водораздельная, подгольцовый пояс, 1988 г., Баркалов, Вышин» (VLA), переданы нам для изучения одним из коллекторов — дальневосточным ботаником В. Ю. Баркаловым. Орешки проращивали при комнатной температуре без стратификации. Проростки обрабатывали 0.05 %-ным раствором колхицина в течение 3 ч и фиксировали в спирт-уксусной смеси (3 : 1). Делали давленые постоянные препараты, окрашенные 2 %-ным раствором орсеина в пропионовой кислоте. Отбирали 30 метафазных пластинок, хромосомы которых были наиболее доступны для визуального изучения: располагались в одной плоскости довольно свободно друг от друга и отличались сравнительно хорошо заметными на препарате, но еще не начавшими расходиться хроматидами. Отобранные метафазные пластинки зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-6, сопряженного с микроскопом ЛЮМАМ-И6. Измерения хромосом проводили на рисунках. Типы хромосом различали в зависимости от их центромерного индекса ($I^c$), следуя классификации, предложенной Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982).

## Результаты и обсуждение

Хромосомное число изученных нами образцов *P. integrifolia* (гора Водораздельная) — 2n = 16, что подтверждает прежнее единственное определение, выполненное для этого вида на образцах с горы Дикой (о-в Сахалин, Смирныховский р-н, в 10 км западнее пос. Пограничный) (Уланова и др., 1987). В этих 2 популяциях обнаружено сравнительно близкое значение суммарной длины всех хромосом диплоидного набора — 114.7 ± 8.5 мкм у образцов с горы Водораздельной и около 105 мкм у образцов с горы Дикой.

Расположенные в порядке убывания относительной величины, хромосомы диплоидного набора изученных нами образцов формируют почти монотонно убывающий ряд, в пределах которого каждая последующая хромосома лишь незначительно отличается по величине от предыдущей (рис. 1). По степени асимметрии в этом ряду выделяются 2 группы хромосом. Первую из них составляют 5 первых, более крупных пар метацентрических хромосом (пары I—V) (рис. 1), величина которых варьирует от 10.0 ± 0.15 до 6.7 ± 0.16 мкм (см. таблицу). Из них вполне надежно распознаются хромосомы только одной V пары. Они выделяются в наборе не столько по величине, хотя и являются наиболее мелкими из всех 10 метацентрических хромосом набора, сколько по степени асимметрии как хромосомы почти субметацентрические, с центромерным индексом $I^c = 39.2 \pm 1.55$ %. В отличие от них метацентрические хромосомы 4 других пар набора явно более симметричные. Центромерный индекс ($I^c$) этих пар варьирует в сравнительно узком интервале от 46.8 ± 1.13 до 47.3 ± 1.35% (см. таблицу), их парные хромосомы выделены отчасти условно.

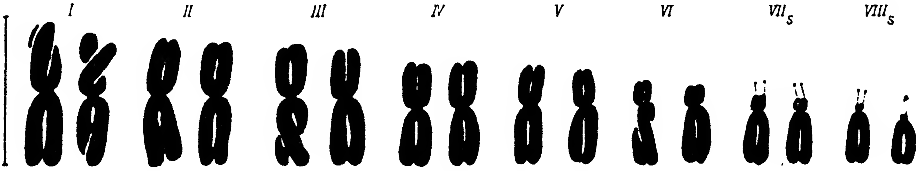


Рис. 1. Хромосомный набор *Pulsatilla integrifolia*, 2n = 16 (образец популяции горы Водораздельной).

Римскими цифрами обозначены номера хромосомных пар; индексом «s» отмечены спутничные пары хромосом. Масштабная линейка — 10 мкм.

Параметры метафазных хромосом гаплоидного набора
*Pulsatilla integrifolia* (образцы популяции горы Водораздельной)

| № пары хромосом | Длина плеч, мкм | Длина хромосом |  | Центромерный индекс ($I^c$), % |
|---|---|---|---|---|
|  |  | абсолютная, мкм | относительная, % |  |
| I | 5.3 + 4.7 | 10.0 ± 0.15 | 17.6 ± 0.26 | 46.8 ± 1.13 |
| II | 4.8 + 4.4 | 9.2 ± 0.18 | 16.2 ± 0.32 | 47.2 ± 1.28 |
| III | 4.5 + 4.0 | 8.5 ± 0.22 | 14.9 ± 0.39 | 47.4 ± 0.88 |
| IV | 4.0 + 3.6 | 7.6 ± 0.17 | 13.4 ± 0.30 | 47.3 ± 1.35 |
| V | 4.1 + 2.6 | 6.7 ± 0.16 | 11.8 ± 0.28 | 39.2 ± 1.55 |
| VI | 4.7 + 1.2 | 5.9 ± 0.13 | 10.4 ± 0.23 | 19.8 ± 2.0 |
| VII$_S$ | 4.5 + 0.8 | 5.3 ± 0.11 | 9.3 ± 0.19 | 14.1 ± 1.9 |
| VIII$_S$ | 3.7 + T | 3.7 ± 0.10 | 6.5 ± 0.18 | — |

Примечание. Т — короткое плечо телоцентрической хромосомы; индексом «s» обозначены спутничные пары хромосом.

Другая группа набора представлена 3 парами асимметричных хромосом (рис. 1). Из них пары VI и VII$_S$ — субакроцентрические, а пара VIII$_S$ — телоцентрическая (см. таблицу). Две последние пары VII$_S$ и VIII$_S$ — спутничные. Их парные хромосомы с единичными спутничными (вторичными) перетяжками, дистально локализованными на коротком хромосомном плече, величина которого у хромосом VI пары обычно чуть больше по сравнению с хромосомами следующей VII$_S$ пары. Спутники мелкие, точечные или почти точечные. Спутничная нить едва просматривающаяся на препаратах, варьирующая по длине (рис. 2). Когда длина нити заметно больше диаметра спутника, он хорошо виден на препаратах в виде округлого тельца. В тех случаях, когда спутничная нить все больше и больше укорачивается вплоть до размеров первичной перетяжки (и больше), спутники становятся малозаметными, так что их далеко не всегда удается вполне надежно отличить от спутничного плеча.

В основных своих чертах сходная изменчивость морфологии спутничной зоны отмечена для хромосомных наборов образцов популяции горы Дикой (Уланова и др., 1987). Однако у изученных нами образцов установлено, что в их наборах парные хромосомы спутничных пар могут иметь как сходную длину спутничной нити и быть гомоморфными (рис. 1), так и заметно отличаться по данному признаку и выглядеть гетероморфными. Причем подобный гетероморфизм проявляется как только у одной из спутничных пар, так и одновременно в обеих парах (рис. 2).

Сравнение кариотипов образцов 2 вышеотмеченных популяций *P. integrifolia* мы провели на идиограмме по относительной длине хромосом (рис. 3). Необходимые сведения о параметре кариотипа популяции *P. integrifolia* горы Дикой взяты нами из

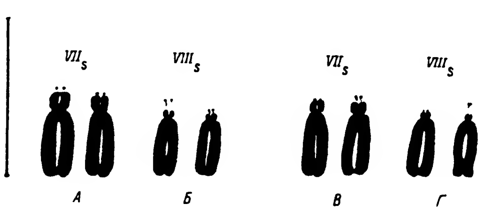


Рис. 2. Вариабельность морфологии спутничной зоны хромосом VII$_s$ и VIII$_s$ пары в кариотипе *Pulsatilla integrifolia.*

*А, Б, В, Г* — гетероморфные пары, парные хромосомы которых различаются по длине спутничной нити; остальные обозначения те же, что на рис. 1. Масштабная линейка — 10 мкм.

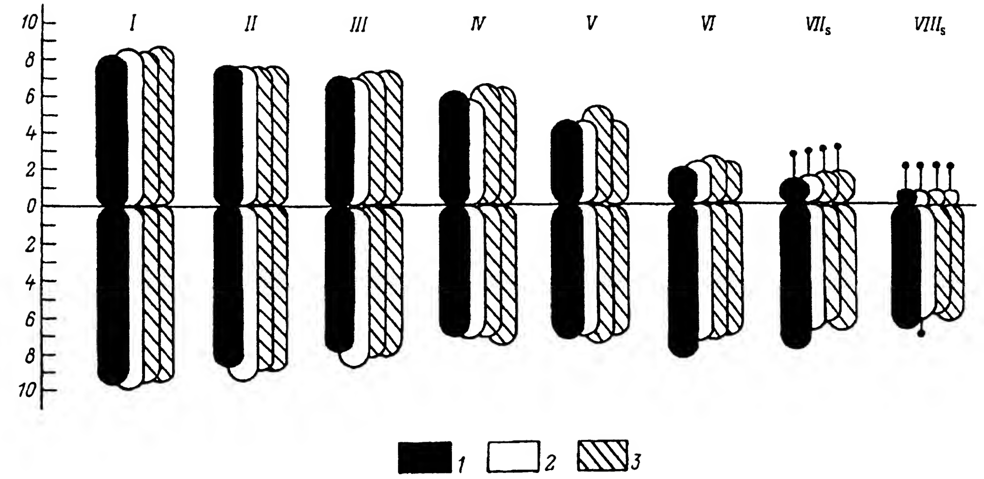


Рис. 3. Сравнительная идиограмма кариотипов популяций *Pulsatilla integrifolia* (*1, 2*) и *P. patens* (*3*).

Популяции: *1* — гора Водораздельная (наши данные), *2* — гора Дикая (по: Уланова и др., 1987), *3* — Ленинградская обл. (по: Пунина, Гриф, 1984). По оси ординат — относительная длина хромосом $L^r$, %. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

работы Улановой с соавт. (1987). Для сравнения на идиограмме приведены также данные Е. О. Пуниной и В. Г. Грифа (1984), характеризующие кариотипы образцов 2 популяций *P. patens* (L.) Mill. s. str. из Ленинградской обл., выбор которых не случаен. Во-первых, кариотип *P. patens* изучен более полно по сравнению с кариотипами других видов рода. Во вторых, для наших целей его параметры вполне могут быть приняты в качестве модели «основного плана строения» кариотипа рода *Pulsatilla*. В пользу этого определенно свидетельствуют результаты анализа литературных данных, касающихся описаний кариотипов около 10 видов рода (Kurita, 1957; Heimburger, 1959; Baumberger, 1970; Карташева, Малахова, 1972; Пунина, Гриф, 1984; Koeva, Sarkova, 1994), а также наших неопубликованных данных о кариотипах его 4 дальневосточных представителей (материал готовится к печати). Важно, что все изученные виды прострелов, обнаруживающие существенные черты сходства кариотипов, являются характерными представителями основных внутриродовых групп.

На идиограмме (рис. 3) нет каких-либо существенных различий между представленными кариотипами. Действительно, если различия между кариотипами популяций *P. patens* обоснованно признаны несущественными (Пунина, Гриф, 1984), то, как видно на идиограмме, они вполне сопоставимы (одного порядка) не только с различиями между кариотипами популяций *P. integrifolia*, но и в целом между кариотипами этих видов. Правда, в пределах *P. integrifolia* за некоторое уклонение могут быть приняты различия между кариотипами популяций по морфологии спутничных хромосом VIII$_S$ пары. Имеется в виду или наличие у каждой из гомологичных хромосом данной пары по одному спутнику, как в кариотипе изученных нами образцов с горы Водораздельной, а также в кариотипе *P. patens* (рис. 1, 3), или одновременное присутствие у гомологов этой же VIII$_S$ пары сразу двух спутников (рис. 3), обнаруженных в кариотипе популяции горы Дикой (Уланова и др., 1987).

Учитывая, что у более конденсированных хромосом слишком мелкие спутники не всегда бывают видны на препаратах, мы сочли целесообразным привлечь дополнительные данные, чтобы утвердиться во мнении об отсутствии столь необычного вида двуспутничных хромосом в кариотипе изученных нами образцов. С этой целью мы дополнительно исследовали более 30 отобранных метафазных пластинок этих образцов, но на препаратах, методика приготовления которых исключала использование колхицина. Результаты их визуального анализа позволяют заключить, что и в данном случае наборы метафазных пластинок характеризуются 2 парами обычного вида спутничных хромосом, имеющих единичные субтерминальные спутничные (вторичные) перетяжки на коротком хромосомном плече.

Таким образом, отмеченные различия между 2 популяциями *P. integrifolia* по морфологии спутничных хромосом $VIII_S$ пары с еще большей степенью вероятности могут быть приняты за проявление достаточно обычного «спутничного полиморфизма», неоднократно описанного у разных таксонов растений не только на уровне популяции или вида, но даже в пределах одного растения или меристемы одного корня (Иорданский и др., 1971; Дерягин, Иорданский, 1971; Корочкин, Беляева, 1972; Беляева, Ямполь, 1973; Дуброва, Малахова, 1980, и др.).

В итоге для наших целей наиболее важным представляется тот впервые установленный нами факт, что по своим параметрам кариотип *P. integrifolia* вполне укладывается в общий план строения кариотипа прострелов. Это позволяет нам сделать заключение и о том, что полученные результаты не подтверждают высказанную ранее точку зрения о значительной кариотипической обособленности *P. integrifolia* от других видов рода. Они скорее, наоборот, свидетельствуют в пользу существенного сходства их кариотипов.

Возвращаясь к дискуссионному вопросу о систематическом положении *P. integrifolia*, мы, как и прежде (Стародубцев, 1991б), не находим достаточных оснований для выделения данного таксона в качестве самостоятельного рода. Против этого свидетельствуют не только черты существенного морфологического сходства *P. integrifolia* с другими видами прострелов (Стародубцев, 1990), но и приведенные выше данные кариологии, а также сравнительно недавно полученные нами результаты карполого-анатомического исследования прострелов (Стародубцев, 1997). Вместе с тем, принимая во внимание наличие у *P. integrifolia* такой оригинальной для морфологии прострелов особенности, как цельнолистность, мы считаем, что достигнутый данным таксоном уровень эволюционного развития следует определять в системе рода как секционный; или в номенклатурном оформлении — *Pulsatilla* Mill. sect. *Miyakea* (Miyabe et Tatewaki) Starodub. 1990, Хоролог. и таксоном. раст. советск. Дальн. Вост. : 103.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1280—1284.

*Беляева Е. С., Ямполь Г. П.* Гетероморфизм спутничных хромосом и ядрышек у лука *Allium fistulosum* L. // Цитология. 1973. Т. 15. № 12. С. 1492—1500.

*Дерягин Г. В., Иорданский А. Б.* Фенотипическая изменчивость спутничных хромосом. Сообщение 1. *Allium cepa* L., *Allium fistulosum* L., *Allium altaicum* Pall. // Генетика. 1971. Т. 7. № 10. С. 13—22.

*Дуброва Н. А., Малахова Л. А.* Изучение полиморфизма ядрышкообразующих хромосом у видов рода *Actaea* L. (*Ranunculaceae*) // Цитология и генетика. 1980. Т. 14. № 5. С. 3—8.

*Иорданский А. Б., Паулсоне С. А., Бадаев Н. С.* Фенотипическая изменчивость и репродукция спутничных хромосом *Allium fistulosum* // ДАН СССР. 1971. Т. 198. № 1. С. 215—217.

*Карташева Н. Н., Малахова Л. А.* Сравнительно-кариологическое исследование видов рода *Pulsatilla* из разных популяций // Цитология и генетика. 1972. Т. 6. № 5. С. 442—445.

*Корочкин Л. И., Беляева Е. С.* Дифференциальная активность гомологичных локусов хромосом в онтогенезе // Онтогенез. 1972. Т. 3. № 1. С. 11—27.

*Попов М. Г.* Краткий анализ флоры цветковых растений Сахалина // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 4. С. 376—387.

*Пунина Е. О., Гриф В. Г.* Кариосистематическое исследование видов и естественных гибридов рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) в Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1673—1678.

*Стародубцев В. Н.* Цитотаксономическое исследование дальневосточных видов рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1013—1021.

*Стародубцев В. Н.* О систематическом положении *Pulsatilla integrifolia* (*Ranunculaceae*) // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 101—103.

*Стародубцев В. Н.* Ветреницы: систематика и эволюция. Л., 1991а. 200 с.

*Стародубцев В. Н.* Цитотаксономическое исследование подтрибы *Anemoninae* (*Ranunculaceae*) на советском Дальнем Востоке. Владивосток, 1991б. 52 с.

*Стародубцев В. Н.* Сравнительное карполого-анатомическое изучение рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 125—126.

*Уланова К. П., Волкова С. А., Горовой П. Г.* Род *Miyakea* (*Ranunculaceae*) во флоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 64—70.

*Baumberger H.* Chromosomenzahlbestimmunges und Karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatica* und *Pulsatilla* // Ber. Schweiz. bot. Ges. (Bull. Soc. bot. Suisse). 1970. Bd 80. S. 17—96.

*Heimburger M.* Cytotaxonomic studies in the genus *Anemone* // Canad. J. Bot. 1959. Vol. 37. N 4. P. 587—612.

*Koeva J. C., Sharkova S. T.* Karyological study of some species of *Pulsatilla* Mill. (*Ranunculaceae*) from Bulgaria // Год. Софийск. унив. Биол. фак. Ботан. 1994. Т. 86. С. 29—34.

*Kurita M.* Chromosome studies in *Ranunculaceae*. I. Karyotypes of subtribe *Anemoninae* // Rep. Inst. Ehime Univ. 1957. Vol. 1. P. 1—10.

Ботанический сад-институт УрО РАН
Екатеринбург

Получено 8 VII 1998

## SUMMARY

Revised classification of the *Pulsatilla integrifolia* (*Ranunculaceae*) based on new karyologic data and previous results of the author (Starodubtsev, 1990, 1997) is proposed. Traditionally *P. integrifolia* was considered as a monotypic genus *Miyakea*, Sakhalin's Island endemic. However karyotype of *P. integrifolia* is essentially similar to that of other members of the genus *Pulsatilla* as the present results demonstrate. According to the author's opinion based on morphological, anatomical and karyological data, *P. integrifolia* should be treated as a member of the monotypic section *Miyakea* of the genus *Pulsatilla*.

---

УДК 582.751.7 : 575

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

© **В. И. Грубов**

# ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ГРУППЕ *ZYGOPHYLLUM FABAGO* S. L. (*ZYGOPHYLLACEAE*) И ГИБРИДИЗАЦИОННЫЕ ВОЗЗРЕНИЯ М. Г. ПОПОВА

V. I. GRUBOV. SPECIATION IN THE *ZYGOPHYLLUM FABAGO* S. L. (*ZYGOPHYLLACEAE*) GROUP AND M. G. POPOV'S VIEWS ON THE ROLE OF HYBRIDIZATION IN THIS GROUP

Опровергается версия М. Г. Попова о гибридизационном характере видообразования в группе *Zygophyllum fabago* s. l. и рассматривается его наиболее вероятный ход.

Ключевые слова: видообразование, гибридизация, *Zygophyllum*, М. Г. Попов.

Изучение гербарных материалов и литературных данных по группе *Zygophyllum fabago* L. s. l. (Грубов, 1998) показало, что при анализе этой группы в поисках доказательств гибридогенного видообразования в природе М. Г. Попов (1927) в известной статье «Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе» допустил ряд ошибочных предположений и неточностей. Это привело его к ложному выводу в отношении этой группы.

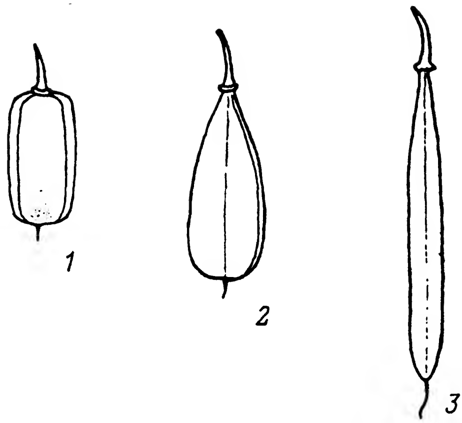
В наше время уже нет нужды доказывать существование естественных гибридизационных процессов и гибридогенных видов, как и то, что эти процессы вовсе не являются «столбовой дорогой» эволюции, как это утверждал J. Lotsy (1916), горячим приверженцем которого был и Попов. Это уже удел истории биологии. Для нас рассмотрение работы Попова интересно с таксономической точки зрения.

Суть дела такова. Вид *Zygophyllum fabago* L., широко распространенный в аридных районах Евразии от Пиренейского п-ова до Алашани (и отчасти рудеральный), существует, так сказать, в двух ипостасях: с длинными веретеновидными коробочками и с короткими узкогрушевидными коробочками, а в остальном ничем существенно не отличающихся одна от другой.

Первая форма — var. *fabago*, или типичная, распространена в западной половине ареала вида, а вторая — var. *brachycarpa* — в восточной. Четкой и определенной разграничительной линии между ареалами этих разновидностей нет, но условно ее можно провести по восточному берегу Каспийского моря в северной части ареала вида в Средней Азии. Нет между разновидностями и ясно выраженных промежуточных форм. В южной части ареала вида (в Передней и Малой Азии и на Ближнем Востоке) распространены обе формы (на что не обратил внимание М. Г. Попов, видимо по недостатку данных, и посчитал приведенное P. Boissier (1867) местонахождение var. *brachycarpa* единственным), и здесь можно заметить промежуточные формы. Однако по имеющимся гербарным материалам из этих регионов и флористическим сводкам короткоплодная разновидность встречается редко. Надо сказать, что местные флоры (Post, 1932; Townsend, 1980) вовсе не отмечают этих разновидностей, а в региональной «Flora Iranica» (Hadidi, 1972) использована неадекватная система подразделений М. Г. Попова—А. Г. Борисовой (1949), принятая во «Флоре СССР». Судя по описаниям и фотографиям гербарных образцов этих разновидностей, автор обработки парнолистниковых во «Flora Iranica» M. Hadidi (1972) не имел о них ясного представления, так что его трактовка надежным источником служить не может.

Другой близкий вид, о котором речь пойдет далее, *Z. brachypterum* Kar. et Kir., по-видимому, вообще не заходит в этот регион; имеется единственное неподтвержденное указание А. Бунге (Boissier, 1867) о нахождении этого вида на северо-востоке Ирана у Шахруда. Обе разновидности *Z. fabago* описаны именно отсюда, с Ближнего Востока (из Сирии и Ирака). Но в восточной части ареала, в районе Джаркента и Кульджи, в долине р. Или, по обе стороны китайской границы, оказался маленький анклав западной длинноплодной разновидности (var. *fabago*), удаленный почти на 2000 км от ближайшего местонахождения его на западе. Это загадочное явление М. Г. Попов попытался объяснить весьма оригинальным образом. При этом, сославшись на недостаток имеющегося у него материала и неясность для него диагноза var. *brachycarpum* у Boissier (1867 : 913), он отказался объяснить аналогичное явление: в западной части ареала *Z. fabago* имеются столь же удаленные местонахождения восточной короткоплодной разновидности.

Возможность заносного происхождения анклава на р. Или длинноплодной разновидности *Z. fabago* Попов категорически отверг, хотя допустить таковую казалось бы вполне естественным ввиду рудеральных наклонностей этого вида. Попов увидел в этих длинноплодных образцах продукт скрещивания между короткоплодным *Z. brachypterum* Kar. et Kir. и длинноплодным *Z. obliquum* M. Pop., видом также из родства *Z. fabago* L., установленным им самим. В результате, вопреки законам генетики, чудесным образом получился гибрид, не имеющий никаких признаков родительских видов, но как две капли схожий с западной длинноплодной разновидностью *Z. fabago* L. var. *fabago*. По мысли Попова, в соответствии с идеей гибридизационного видообразования получился новообразованный таксон, внешне во всем похожий на существующую форму, но внутренне, генетически, отличный от нее конвергент. В своей статье он не обозначает ни ранг, ни имя «нового» таксона, но его гербарные образцы ранее, в 1925 г., определил как *Z. fabago* L. var. *dolichocarpum* M. Pop. (в отличие от *Z. fabago* L. var. *typicum*).



Форма плода в группе *Zygophyllum fabago*.

*1* — *Z. brachypterum*, *2* — *Z. fabago* var. *brachycarpum*, *3* — *Z. fabago* var. *fabago*.

При этом Попов допустил следующие 3 ошибочных утверждения.

1. Неверно утверждение, что *Z. brachypterum* есть всего лишь короткоплодная разновидность *Z. fabago*. *Z. brachypterum* — близкий, но совершенно самостоятельный вид, что специально оговаривала еще Борисова (1949 : 365) в обработке этого рода во «Флоре СССР». Помимо диагностических признаков в деталях цветка, в форме листочков и безбугорчатых семенах, которые Попов счел неустойчивыми, этот парнолистник легко отличается от всех других короткоплодных видов из группы *Z. fabago* коротковальковатой огурцевидной коробочкой с округлым основанием (а не грушевидной с узкоконусовидным основанием, как у них); к тому же она заметно ребристая (см. рисунок). Кроме того, у *Z. brachypterum* другой ареал: на западе он доходит только до Зайсанской котловины, откуда и был описан, а на севере достигает предгорий Алтая и Котловины озер в Монголии, тогда как *Z. fabago* на севере Синьцзяна ограничен юго-западной окраиной Джунгарской Гоби.

2. Неправомерно и отождествление *Z. fabago* L. var. *brachycarpum* Boiss. с *Z. brachypterum* Kar. et Kir., сделанное Поповым, хотя и с оговоркой. Boissier (1867) четко различал эти два вида, поместив их описания в своей «Флоре» рядом и отметив, что в отличие от угловатых коробочек *Z. fabago* коробочки *Z. brachypterum* узкокрыловидно-ребристые. И это не ошибка Boissier, как решил Попов, а действительно еще одна характерная особенность коробочек этого вида. Правда, в природе еще не высохшие коробочки у него вовсе не крылатые, а угловато-ребристые, 5-гранные, а крыловидно-ребристыми они становятся при полном высыхании, когда их створки прогибаются внутрь и создают иллюзию крыловидных ребер, что и наблюдается на гербарных образцах. Именно это дало повод для такого дезориентирующего названия вида, как «*brachypterum*».

3. Вопреки утверждению Попова, оба «родительских» вида — *Z. brachypterum* и *Z. obliquum* — нигде не контактируют друг с другом. Единственное известное пока местонахождение *Z. obliquum* в Джунгарии, приведенное Поповым, находится в юго-западном углу Джунгарской Гоби, на пустынных северных предгорьях хребта Ирен-Хабирга в бассейне р. Джин-хо, где этот вид был собран А. Регелем еще в 1877 г. Таким образом, это местонахождение совершенно изолировано от долины р. Или, находящейся по другую сторону этого высокого хребта, где обитают *Z. brachypterum* и предполагаемый гибрид. Разобщены «родительские» виды и экологически, что отметил и сам Попов: *Z. obliquum* — обитатель солонцеватых щебнистых горных пустынь Восточного Памира с прилежащей западной Кашгарией и Центрального Тянь-Шаня, а *Z. brachypterum* — обитатель солонцеватых песков и солончаков равнинных пустынь Монголии, Кашгарии и Джунгарии. Следовательно, никакого их

скрещивания не могло произойти, и надо признать этот пример естественной гибридизации с возникновением нового таксона несостоятельным.

Какое же возможно объяснение рассматриваемого феномена — нахождение столь удаленного анклава западной длинноплодной разновидности *Z. fabago* в восточной половине его ареала с абсолютным доминированием короткоплодной?

Согласимся с Поповым, что случайный занос этого сорничающего растения, хотя и простейшее, но не лучшее объяснение этого явления, имея в виду аналогичное положение и в западной половине ареала, как уже упомянуто выше.

Возможно иное объяснение, если обратить внимание на еще одну особенность огромного ареала *Z. fabago*: в его восточной половине сосредоточены все другие близкородственные виды. Их ареалы полностью или частично находятся в пределах ареала короткоплодной разновидности *Z. fabago*, и у всех этих видов, кроме *Z. brachypterum*, коробочки однотипны с таковыми у длинноплодной var. *fabago* или у короткоплодной var. *brachycarpum*: это, с одной стороны, длинноплодные джунгаро-гобийский *Z. macropodum* Boriss. и памирско-центральнотяньшаньский *Z. obliquum* и, с другой стороны, короткоплодные кашгарский *Z. sinkiangense* Liou f. и туранский *Z. oxianum* Boriss. Очевидно, что вычленение их могло произойти только в тот период, когда обе формы (аллели?) — длинноплодная и короткоплодная — существовали совместно и равноправно по всему ареалу *Z. fabago*. Ничего подобного не наблюдается в западной половине ареала *Z. fabago*: там он представлен только одной своей длинноплодной формой var. *fabago*, и там нет близких производных от него видов. Это могло быть следствием изменения физико-географической обстановки в Евразии в неогене (Синицын, 1961, 1965). После отступления моря Тэтиса, поднятия мощных горных систем (Гималаев, Куньлуня, Тяньшаня, Циляньшаня) и изменения атмосферной циркуляции в Центральной Азии начались континентализация и аридизация климата и развитие пустынь (в плиоцене?). Эти процессы резко усилились к четвертичному периоду. Они явились сильным видообразовательным импульсом в восточной части ареала *Z. fabago* для вычленения местных рас, более стойких к суровому климату пустынь и занявших возникшие новые ниши обитания (солончаки и солонцеватые щебнистые горные склоны и шлейфы, загипсованные гаммады, солонцеватые пески). При этом одна из родоначальных форм — var. *brachycarpum*, вероятно, как более ксерофильная, сохранилась, но преимущественно в оазисах, среди орошаемых полей, по берегам рек и арыков. Напротив, вторая — длинноплодная var. *fabago*, как более мезофильная, выпала, уцелев (?) до наших дней лишь в рефугиуме с благоприятными условиями защищенной долины р. Или.

В западной, средиземноморской, части ареала *Z. fabago* в тот же период изменение природных условий происходило более спокойно и не столь кардинально. Климат менялся постепенно и оставался мягким, приморским; и здесь поэтому не было сильных импульсов для дифференциации этого вида и образования производных местных рас. Господствующее положение заняла длинноплодная форма var. *fabago*, а для короткоплодной — var. *brachycarpum*, видимо, как более ксерофильной, новые условия оказались менее благоприятными; и она постепенно исчезла, сохранившись наряду с длинноплодной на западе только в южной части ареала: на Ближнем Востоке и в Передней и Малой Азии.

Все это позволяет предположить, что мы наблюдаем завершающую стадию дивергенции рассматриваемого вида на два самостоятельных: длинноплодный и короткоплодный. С исчезновением анклавов var. *fabago* на востоке общего ареала в джаркентско-кульджинском рефугиуме и var. *brachycarpum* на западе эти разновидности станут видами: *Z. fabago* L. s. str. и *Z. brachycarpum* Boiss. Впрочем, это возможно уже отчасти и произошло, так как со времени обнаружения Кульджинского анклава (1877 г.) минуло более 100 лет, а повторных находок там указанной разновидности не было, хотя джаркентско-кульджинский район обследовался ботаниками с тех пор неоднократно. Что касается *Z. brachypterum* Kar. et Kir., то он принадлежит к ряду короткоплодных видов фабагоидной группы, но коробочка у него огурцевидная, а не грушевидная, как у остальных членов ряда (см. рисунок). Он имеет также самый обширный ареал в восточной половине общего ареала группы. Это говорит в пользу его более раннего (дочетвертичного) отчленения от родоначального вида, что может объяснить и бóльшую морфологическую трансформацию его плодов. Все другие виды группы морфологически очень сходны и, вероятно, имеют четвертичный возраст.

Таким можно представить себе ход эволюции и таксономические отношения в этой интересной группе (подсекции) парнолистников на основании существующих фактических данных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Борисова А. Г.* Род *Zygophyllum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 152—194.

*Грубов В. И.* Конспект парнолистниковых (*Zygophyllaceae* R. Br.) Центральной Азии // Новости сист. высш. раст. 1998. Т. 31. С. 166—186.

*Попов М. Г.* Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 1. С. 221—290.

*Синицын В. М.* История аридной области Центральной Азии в мезо-кайнозое // Чтение памяти В. А. Обручева. М.; Л., 1961. С. 121—145.

*Синицын В. М.* Древние климаты Евразии. Т. 1. Палеоген и неоген. Л., 1965. 166 с.

*Boissier P. E.* Flora orientalis. Geneva, 1867. Vol. 1. 1017 p.

*Hadidi M. N.* *Zygophyllaceae* // Flora Iranica. Graz, 1972. Lfg. 98. S. 26—27.

*Lotsy J. P.* Evolution by means of hybridization. Haague, 1916. 166 p.

*Post G. E.* Flora of Syria, Palestina and Sinai. Beirut, 1932. Vol. 1. 639 p.

*Townsend C. C., Guest E.* Flora of Iraq. Bagdad, 1980. Vol. 4. Pt 1. P. 1—627. Pt 2. P. 627—1199.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1999

## SUMMARY

The view of M. G. Popov on the hybridogenous speciation in the *Zygophyllum fabago* s. l. group is refuted and its next probable course is considered in the light of the objective data.

---

УДК 069.51 : 582.893

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

### © В. М. Виноградова

# ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* СРЕДНЕЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE). 4. *FERULA*

V. M. VINOGRADOVA. TYPE SPECIMENS OF THE *APIACEAE* TAXA FROM THE MIDDLE ASIA, KEPT IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE). 4. *FERULA*

Приведена четвертая часть списка (род *Ferula*, 53 вида) типовых образцов семейства зонтичных, хранящихся в Среднеазиатском секторе Гербария (LE). В данной статье М. Г.Пименовым валидизированы приведением голотипов два вида рода *Ferula* (*F. fedoroviorum*, *F. czatkalensis*), ранее им недействительно обнародованные.

Ключевые слова: типовые образцы, *Ferula*, Средняя Азия.

В настоящей статье продолжается публикация типовых материалов сем. *Apiaceae* Средней Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) (Виноградова, 1997а, б, 1999). В первой статье (Виноградова, 1997а) были процитированы 10 типовых образцов видов рода *Ferula* L., в данной статье процитированы 53 типовых образца; таким образом, после публикации этой статьи полный список типовых образцов по видам рода *Ferula* будет иметь 63 названия. Род *Ferula* — самый крупный род в семействе зонтичных Средней Азии. Он включает около 100 видов; в LE находится более половины типовых образцов видов этого рода.

Сведения о виде даются в следующем порядке: латинское название растения, автор вида и первоисточник; название растения, принятое в настоящее время и выверенное по сводке С. К. Черепанова (1995) (приводится в квадратных скобках); категория типа; текст гербарной этикетки; протолог, если текст гербарной этикетки не полностью соответствует протологу; число гербарных листов, если это изотипы или изосинтипы; фамилия специалиста, выделившего тип в гербарии; гербарии, в которых хранится типовая коллекция (со ссылкой на литературный источник).

183.[1] *Ferula akitschkensis* B. Fedtsch. ex K.-Pol. 1925, Бюл. Воронеж. о-ва исп. прир. 1 : 94.

Holotypus cum isotypis (8): Казахстан, «Туркестан, Семиреченская область (Джунгарский Алатау), за ст. Ак-ичке, степь, 20 VII 1908, № 1633, [пл.], Б. А. Федченко».

Типовой образец размещен на 2 гербарных листах: на одном — растение со зрелыми плодами, на другом — лист того же растения.

184. *F. capillifolia* Stschegl. 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 1 : 168. [*F. sibirica* Willd.].

Holotypus: Казахстан, «Altai, ad fl. Irtysch, [пл.], [Karelin et Kirilov]». Голотип обозначен в гербарии В. П. Бочанцевым.

Протолог: «In sabulosis ad fl. Irtysch. 1 julio 1843».

Изотип — MW (Губанов и др., 1998).

185. *F. ceratophylla* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 595.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypis (2): Казахстан, «Karatau, Kulatschek, 1876, N 242, [fr. immat.], A. Regel».

Имеются 2 синтипа.

186. *F. clematidifolia* K.-Pol. 1921, Бот. мат. (Ленинград), 2 : 64.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypo: Узбекистан, «Бухарское ханство, Гузарское бекство. Верховья р. Сангардак от к. Бахча до дж. Кизил-сай, северный склон г. Бель-ауты, 23 V 1913, № 1798, пл., А. И. Михельсон».

Имеются 1 синтип и 14 изосинтипов.

187. *F. collina* Freyn, 1900, Mém. Herb. Boiss. 13 : 25. [*F. microloba* Boiss.].

Topotypis (2): Туркменистан, «Regio transcaspica, Aschabad, in steppis arenosis graminosis inter Annaju et Gjaurs, 26 V 1900, N 171, [fr.], J. Bornmüller».

188. *F. conocaula* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 33.

Isotypus: Таджикистан, «Самаркандская область, Ходжентский уезд, экспедиция в Могол-тау-Чашма-Музбек, 16 V 1924, № 728 и 732, [незр. пл.], М. Попов и А. Введенский».

Голотип в Ташкенте (TAK).

Растение в LE размещено на 2 гербарных листах: на одном — зонтики с незрелыми плодами, на другом — лист растения.

189. **F. czatkalensis M. Pimen. sp. nov.** — *F. czatkalensis* M. Pimen. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 7 : 376, nom. invalid.

Holotypus (Pimenov, h. l.): «Средняя Азия. Киргизия, Чаткальский хребет, южный склон, ущелье Афлатуп, скалы-россыпи камней на левом берегу, 28 VII 1975, № 1447, пл., М. Г. Пименов» (MW).

---

[1] Номера видов с 1 по 182 см.: Виноградова, 1997а, б, 1999.

Paratypus: «Средняя Азия, Киргизия, Чаткальский хребет, южный склон, ущелье Афталуп, скалы-россыпи камней на левом берегу, 14 V 1976, № 646, цв., М. Г. Пименов» (MW, LE).

В 1987 г. в «Определителе растений Средней Азии» М. Г. Пименов при описании этого вида указал 2 типа. Один из них процитирован выше как голотип, другой является паратипом.

Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» (1996), вид был недействительно обнародован, так как начиная с 1958 г. типом может быть выбран только один экземпляр. В данной работе М. Г. Пименов приведением голотипа и ссылкой на свою работу, содержащую описание вида, валидизирует этот вид.

Голотип вместе с паратипом находится в Москве (MW), в гербарии LE хранятся изотип и паратип этого вида.

190. *F. diversivittata* Regel et Schmalh. 1882, Изв. о-ва любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 33.

Lectotypus (Пименов, Баранова, 1979): Узбекистан, «In angustilis prope Dscham et Dschismak, 13 V 1869, [fr. immat.], O. Fedtschenko».

Имеются 4 синтипа.

191. *F. eugenii* R. Kam. 1970, Новости сист. высш. раст. 7 : 268. [*F. violaceae* Korov.].

Holotypus: Таджикистан, «Гиссарский хребет, ущелье реки Варзоб, сай Кондара, нижняя часть, 20 V 1965, № 1—3, [цв.], Р. Камелин».

Растение размещено на 3 гербарных листах.

192. **F. fedoroviorum M. Pimen. sp. nov.** — *F. fedoroviorum* M. Pimen. 1976, Бот. журн. 61, 9 : 1230, nom. invalid.

Holotypus (Pimenov, h. l.): Киргизия, «Asia media, Thian-Schan centralis, vallis fl. Kokomeren, supra pag. Ksyl-oi, ad praerupta lapidosa, 30 VI 1971, N 1036, fl., M. G. Pimenov».

Paratypus: Киргизия, «Asia media, Thian-Schan centralis, vallis fl. Kokomeren, supra pag. Ksyl-oi, ad praerupta lapidosa, 24 VII 1970, N 819, fr., Pimenov et Borjaev» (MW).

Изотипы — MW.

В 1976 г. М. Г. Пименов недействительно обнародовал этот вид, так как при описании его указал 2 типа. Один из них процитирован выше как голотип, другой является паратипом.

Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» (1996), вид был недействительно обнародован. В данной работе М. Г. Пименов валидизирует этот вид. Голотип этого вида хранится в гербарии LE, а 3 экземпляра изотипа и 4 экземпляра паратипа — в гербарии MW.

193. *F. foetidissima* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 593.

Lectotypus (Пименов, Баранова, 1979) cum isolectotypo: Таджикистан, «Туркестан, Зеравшанская долина, между Оббурденом и Пахудом, 5000—6000′, 6 VI 1870, [незр. пл.], О. Федченко».

Имеются 3 синтипа.

194. *F. foliosa* Lipsky ex Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 43.

Holotypus cum isotypis (3): Туркменистан, «Inter Turkestanicum, prope Urgent, 5000—6000′, 30 V 1880, [fl.], A. Regel».

Типовые образцы размещены на 3 гербарных листах каждый.

195. *F. gigantea* B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 135.

Holotypus: Таджикистан, «Plantae Turkestanicae. Шугнан: Андероб—Дармарак, 25—27 VII 1901, [незр. пл.], Б. Федченко».

196. *F. grigorievi* B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 137.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Таджикистан, «Plantae Turkestanicae. Шугнан: в долине реки Гунт, Ванкала-Ривак, 22 VII 1901, незр. пл., O. et B. Fedtschenko».

197. *F. inflata* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 35. [*F. gigantea* B. Fedtsch.].

Holotypus: «Таджикистан, Шуроабадский район, западные склоны водораздела между кишлаками Сумбуль-хон и Ходжа-баг, северо-западный мелкоземистый склон, 29 VII 1935, № 852, [пл.], Е. П. Коровин».

Типовой образец размещен на 2 гербарных листах.

198. *F. karakalensis* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 29.

Holotypus: Туркменистан, «Закаспийская область, Каракалинское приставство, четвертая верста от станции Джалил, 13 V 1916, № 1024, [пл.], Е. Г. Черняковская».

Типовой образец размещен на 2 гербарных листах.

199. *F. karatavica* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 594.

Holotypus: Казахстан, «Iter Turkestanicum, Boroldai, 3 VI 1876, [fr.], A. Regel».

Растение размещено на 3 гербарных листах.

200. *F. karategina* Lipsky ex Korov. 1926, Sched. ad Herb. Fl. As. Med. 10 : 13; Коров. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 54.

Lectotypus (Коровин, 1951) cum isolectotypo: Таджикистан, «Бухара, Каратегин, Гориф, 7200′, 6 VIII 1896, [пл.], В. И. Липский».

Имеются 1 синтип и 1 изосинтип.

201. *F. kelifi* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 25.

Isotypi (4): «Узбекская ССР, юго-западные отроги Гиссарского хребта, на гипсах близ сел. Ташкак (к востоку от г. Байсун), 9 V 1930, № 6417, [цв. и незр. пл.], В. П. Бочанцев, А. Введенский».

Голотип в Ташкенте (TAK) (Коровин, 1947); изотип — MW (Губанов, 1993).

202. *F. kelleri* K.-Pol. 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 171.

Holotypus cum isotypis (2): Казахстан, «Семиреченская область, Центральный Тянь-Шань, от Карабулака к перевалу Кастек, на склоне, 12 VII 1908, № 1579, [зр. пл.], Б. А. Федченко».

Типовой экземпляр размещен на 2 гербарных листах: на одном — зонтики с плодами, на другом — листья растения.

203. *F. kirialovii* M. Pimen. 1979, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 84, 5 : 110.

Holotypus: Казахстан, «Flora Turkectanica. Чимган, истоки, 16 VII 1897, № 29, [пл.], O. Fedtschenko».

М. Г. Пименов указал тип этого вида в вышеназванной работе, но в гербарии LE его не обозначил. В LE мы нашли 3 гербарных листа этого вида, собранные О. Федченко на реке Чимган 16 VII 1897. На одном из них под № 29 смонтировано растение с плодами, а на этикетке имеется надпись: «Чимган, истоки». На двух других гербарных листах — листья того же растения, собранные там же и в то же время, но на этикетке стоит надпись: «Чимган, стоянка». Таким образом, растение размещено на 3 гербарных листах.

204. *F. kokanica* Regel et Schmalh. 1882, Изв. общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 33.

Holotypus cum isotypo: Киргизия, «Коканское ханство, спуск с Исфайрама в Алай, 20 VII 1871, [пл.], О. Федченко».

205. *F. koso-poljanskyi* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 46.

Holotypus cum isotypis (2): Таджикистан, «Бухара, Дарваз, по реке Пянж, 4000′, 11 VII 1899, [пл.], В. И. Липский».

206. *F. krylovii* Korov. 1934, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 2-3 : 2.

Isotypus: Казахстан, «Семипалатинская губерния, Зайсанский уезд, окр. Бурана (48° с. ш. и 55° в. д.), г. Ашу-тас, пустынная солонцеватая степь, 9 VII 1928, [пл.], П. Крылов, Л. Сергиевская».

Голотип в Томске (TK).

207. *F. latifolia* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 34. [*F. gigantea* B. Fedtsch.].

Holotypus: Таджикистан, «Каратегин, Бухарские владения, спуск с перевала Камчирак на Каратегин, 25 V 1916, № 1293, [пл.], Б. Федченко и др.».

Растение размещено на 5 гербарных листах.

208. *F. lehmannii* Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 992.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypis (2): Казахстан, «Religuiae botanicae. Alexandri Lehmann. [In desertis argillosis salsis desertorum Kisilkum Turkestaniae borealis], 18 V 1842, N 543, [fl.], Al. Bunge».

209. *F. linczevskii* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 45.

Holotypus: Таджикистан, «Дашти-джумский район, западные склоны г. Кугифруш выше к. Оин-гарон, субальпийский пояс, западный каменистый склон, выс. 2750 м, 3 IX 1935, № 1289, [пл.], И. А. Линчевский, Т. И. Масленникова».

210. *F. lipskyi* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 46.

Holotypus: Узбекистан, «Ферганская область, Маргеланский уезд, на щебенчатых адырах к югу от кишлака Мын-тюбе, 7 V 1913, № 1740, [незр. пл.], Н. А. Десятов».

Растение размещено на 2 гербарных листах.

211. *F. litwinowiana* K.-Pol. 1922, Список раст. Герб. русск. флоры, 7 : 111, № 2617.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypis (2): Туркменистан, «Закаспийская область, Мервский уезд, пески близ ст. ж.-д. Репетек, 16 IV 1903, [цв.], Н. В. Андросов».

Изолектотип — MW (Губанов, 1993).

212. *F. minkwitzae* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 53.

Holotypus: Казахстан, «Сыр-Дарьинская область, Аулие-атинский уезд, хребет Ичкеле-тау, ущелье Улькун-капка, скалы, 16 V 1909, № 117, [цв.], З. А. Минквиц».

213. *F. mogoltavica* Lipsky ex Korov. 1947, Коров. Моногр. рода *Ferula* : 28.

Topotypus: Таджикистан, «Западный Тянь-Шань, горы Могол-тау, каменистые южные склоны в месте выхода дороги с перевала Бадамбек из гор, 22 IV 1927, № 199. [цв.], И. Гранитов».

Голотип в Ташкенте (TAK).

214. *F. mollis* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 63.

Holotypus cum isotypis (2): Узбекистан, «Туркестан, Ферганская область, Андижанский уезд, горы у селения Кампыр-абад, 27 V 1916, № 504, [цв.], Н. В. Андросов».

215. *F. nevskii* Korov. 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 4 : 270.

Holotypus: Туркменистан, «Подъем к водораздельной линии Кугитанга против кишлака Ходжа-филь-ата, зона арчи, 27 VI 1931, № 484, [пл.], С. А. Невский».

Имеется 1 паратип.

216. *F. olgae* Regel et Schmalh. 1882, Изв. о-ва любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 36. [*F. penninervis* Regel et Schmalh.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypo: Киргизия, «Туркестан, Коканское ханство, Кчи-Алай, [8000′], 27 VII 1871, [незр. пл.], О. Федченко».

217. *F. penninervis* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 591.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypis (2): Узбекистан, «Iter Turkestanicum, Tschirtschikthal, 4—6000′, 1876, [fr.], A. Regel».

Имеются 1 синтип и 4 изосинтипа.

218. *F. plurivittata* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 25.

Holotypus cum isotypis (7): Туркменистан, «Казанджик, ущелье Кюрен-дага, 29 IV 1889, [незр. пл.], А. Антонов».

219. *F. polyantha* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 55. [*Fergania polyantha* (Korov.) Korov.].

Holotypus: Узбекистан, «Ферганская долина, Скобелевский уезд, северный склон Алайского хребта, бассейн реки Шахимардан, овраг Арпа в 32 верстах к югу от г. Скобелева, 21 V 1916, № 1013, [цв.], В. Дробов».

220. *F. sassyr* K.-Pol. 1916, Изв. Главн. бот. сада, 16 : 224. [*F. karatavica* Regel et Schmalh.].

Holotypus: Казахстан, «Степь между Сыр-Дарьей и Ташкентом, [18—21] V 1871, незр. пл., О. Федченко».

221. *F. schair* Borszcz. 1861. Mém. Acad. Sci. Pétersb. 7, 3, 8 : 37. [*F. varia* (Schrenk) Trautv.].

Holotypus: Казахстан, «Desertum Aralense, regio fluv. Ssyr-Darja, [inter lacus Kotschkan-Ssu et Aryss], 16 V 1858, [fr.], E. Borszczov».

222. *F. schtschurowskiana* Regel et Schmalh. 1882, Изв. о-ва любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 34.

Holotypus cum isotypo: Казахстан, «Туркестан, Кизил кумы у горы Карак, 6 V 1871, [цв.], О. Федченко».

223. *F. schugnanica* B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 136. [*F. kokanica* Regel et Schmalh.] .

Holotypus cum isotypis (7): Таджикистан, «Iter Turkestanicum, Шугнан: Сардым Ривак, 22 VII 1901, незр. пл., Б. А. Федченко».

224. *F. seravschanica* M. Pimen. et J. Baranova, 1983, Опред. раст. Средн. Азии, 7 : 376.

Isotypi (2): «Таджикистан, Туркестанский хребет, долина реки Заравшан, на пестроцветах близ пос. Гузарибад, 4 VII 1976, № 918, [незр. пл.], Ю. В. Баранова, Е. В. Клюйков».

Голотип и изотип — MW (Губанов, 1993).

225. *F. sintenisii* Wolff, 1924, Feddes Repert. 19 : 311. [*F. diversivittata* Regel et Schmalh.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.) cum isolectotypis (2): Туркменистан, «Iter transcaspico-persicum. P. Sintenis, 1900—1901. Regio transcaspica, Aschabad, in montibus supra pagum Nephton, 4 V 1900, N 265a, [fr. immat.], J. Bornmüller».

226. *F. subtilis* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 44.

Holotypus cum isotypis (2): Узбекистан, «Ферганская область, Маргеланский уезд, между кишлаком Уч-Курган и горами Арпалык, сухие каменистые склоны, 10 VII 1913, № 928, [цв.], Н. Н. Десятов».

227. *F. sjugatensis* Bajt. 1970, Вестн. АН КазССР, 7 : 71.

Isotypi (3): Казахстан, «Восточная часть Заилийского Алатау, Сюгатинская долина к западу от Кокпека, на солончаковых пятнах, 15 VI 1955, [пл.], В. П. Голоскоков».

228. *F. syreitschikowii* K.-Pol. 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3 : 71.

Holotypus cum isotypis (4): Казахстан, «Семиреченская область, Копальский уезд, берег Каратала между ур. Кос-Тургай и Найман-мулла, такыр, 3 VI 1913, [цв. и незр. пл.], Б. К. Шишкин, В. Генина».

229. *F. tersakensis* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 26. [*F. karakalensis* Korov.].
Holotypus: Казахстан, «Tersakan, 8 V 1866, N 252, [fr. immat.], A. Schrenk».

230. *F. teterrima* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 363.
Lectotypus (Коровин, 1951) cum isolectotypis (4): Казахстан, «Songoria, [Hab. in collibus lapidosis Songoriae prope fontem Sassyk-pastau, inter fluvios Ajagus et Lepsa, 1841, N 377], [fr.], Karelin et Kirilov».

Изолектотипы (2) — MW (Губанов и др., 1998).

231. *F. transitoria* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 70. [*F. akitschkensis* B. Fedtsch.].
Holotypus: Казахстан, «Семиреченская область, Джунгарский Алатау, Чартамбай к северу от Лепсинска, 16 VI 1909, № 81, Р. Ю. Рожевиц».

На гербарном листе смонтирована только нижняя часть растения.

232. *F. tschimganica* Lipsky ex Korov. 1947, Коров. Моногр. рода *Ferula* : 54.
Holotypus cum isotypo: Казахстан, «Чимган, Песочный перевал, 17 VII 1897, [пл.], О. Федченко».

Типовой экземпляр размещен на 2 гербарных листах: на одном — зонтики с плодами, на другом — листья.

233. *F. tuberifera* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 43.
Isotypi (4): Узбекистан, «Юго-западные отроги Гиссарского хребта, горы Чульбаир, кишлак Ойбарик, 26 IV 1928, № 6418, [цв.], А. Введенский».

Тип в Ташкенте (TAK), изотип — MW (Губанов, 1993).

234. *F. undulata* M. Pimen. et J. Baranova, 1976, Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 81, 2 : 143.
Holotypus: Туркменистан, «Turcomania, montes Kopet-Dagh, pars centralis, inter pag. Tschaek, 26 V 1973, N 444, fr. immat., M. G. Pimenov et J. V. Baranova».

Изотип и 11 паратипов — MW (Губанов, 1993).
Типовой экземпляр размещен на 2 гербарных листах: на одном — зонтики с плодами, на другом — стебель и листья.

235. *F. urceolata* Korov. 1964, Новости сист. высш. раст. 1 : 249.
Isotypus: «Таджикистан, северный склон Каратегинского хребта в 18 км восточнее кишлака Рамит, долина ручья Тавиши, в кленовнике с тороновым покровом, мягкий склон северной экспозиции, высота 2300 м, 14 VII 1962, № 2018, [незр. пл.], Т. Стрижова».

236. *F. xeromorpha* Korov. 1947, Моногр. рода *Ferula* : 62.
Holotypus: Казахстан, «холмистые предгорья Западного Тянь-Шаня в районе границ Ташкентского и Чимкентского уездов Казахстана (Сыр-Дарьинской области), хребет Алым-Тау, по склонам, 6 VI 1926, № 268, [цв. и незр. пл.], А. Ярмоленко».

Растение размещено на 2 гербарных листах.

Исследование, представленное в данной публикации, осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49793).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Виноградова В. М.* Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 1. *Angelica* — *Hyalolaena* // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 3. С. 95—102.

*Виноградова В. М.* Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 2. *Hymenolaena* — *Seselopsis* // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 4. С. 53—61.

*Виноградова В. М.* Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 3. *Aegopodium* — *Eryngium* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 80—87.

*Губанов И. А.* Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета (MW). М., 1993. 155 с.

*Губанов И. А., Багдасарова Т. В., Баландина Т. П.* Научное наследие выдающихся русских флористов Г. С. Карелина и И. Т. Кирилова. М., 1998. 95 с.

*Коровин Е. П.* Иллюстрированная монография рода *Ferula* L. Ташкент, 1947. 91 с.

*Коровин Е. П.* Род *Ferula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1951. Т. 17. С. 62—142.

*Международный* кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом (Иокогама, август—сентябрь 1993 г.) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

*Пименов М. Г., Баранова Ю. В.* Конспект видов секции *Palaeonartex* Korov. рода *Ferula* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 3. С. 82—92.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 II 1999

## SUMMARY

The fourth part of the list of type specimens of the *Apiaceae* taxa from the Middle Asia is given. Herbarium label, category of the type and the current name for 53 species of the genus *Ferula* are established. Two *Ferula* species (*F. fedoroviorum*, *F. czatcalensis*) are validated by M. G. Pimenov.

---

УДК 581.52.342

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

**© Г. С. Малышева, П. Д. Малаховский**

# ПОЖАРЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СУХИХ СТЕПЕЙ

G. S. MALYSHEVA, P. D. MALAKHOVSKY. THE INFLUENCE OF FIRE ON DRY STEPPE VEGETATION

Проведены кратковременные наблюдения за восстановлением ковылково-типчакового (Festuca valesiaca + Stipa lessingiana)[1] сообщества после пожара летом 1996 г. в сухих степях Саратовского Заволжья. Выявлено, что пожар не оказал губительного воздействия на растительность. Пострадали ветошь и часть надземной массы; ковылково-типчаковая степь заменилась типчаковой. Видовая насыщенность увеличилась, все виды имеют хорошую жизненность. Почти уничтоженный содоминант — ковылок — должен восстановиться на следующих стадиях сукцессии.

Ключевые слова: пожары, сухие степи, Саратовское Заволжье.

К вопросу о пожарах и их воздействии на растительность геоботаники, как правило, обращаются тогда, когда происходит пожар. К сожалению, в настоящее время отсутствуют стационары, на которых бы ставились опыты по выжиганию растительности, поэтому приходится довольствоваться случаем.

Проблемы восстановления степи и ее биоразнообразия в настоящее время, когда идет значительное высвобождение сельскохозяйственных земель, особенно актуальны. Известно, что степные экосистемы восстанавливаются сравнительно быстро и в своем развитии стремятся к увеличению видового разнообразия и усложнению структуры. Особенно наглядно это проявляется после пожара, так как происходит быстрая пирогенно-демутационная смена (Работнов, 1978). Огонь, как пирогенный фактор, несомненно воздействовал на растительность на протяжении всего периода ее существования (Родин, 1946, 1981; Лавренко, 1950; Комаров, 1951; Работнов, 1978). Естественные пожары были первичны, а намеренное выжигание растительности (палы) — прием, заимствованный доисторическим человеком у природы. Палеоботанические данные (Axelrod, 1958) свидетельствуют о воздействии пожаров на растительность в течение периода, превышающего 2 млн лет. Древний человек пользовался выжиганием растительности для решения своих проблем, как-то: расчистка земель для пашни, улучшение пастбищ, обеспечение условий для охоты или защиты от хищных зверей и нападения неприятеля (Семенова-Тян-Шанская, 1966).

---

[1] Все латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Пожары происходят в различных типах растительности, но особенно широко они распространены в степях и пустынях (Родин, 1981), где этому в значительной степени способствуют климатические условия с периодом летней засухи. Н. Ф. Комаров (1951) предполагает, что степные ценозы вообще сформировались под воздействием выгорания и выжигания. С ним можно спорить и не соглашаться, но следует учесть, что в степных сообществах преобладают виды с органами вегетативного размножения, хорошо защищенными от действия огня, и корнеотпрысковые виды (корневищные, луковичные, клубнекорневые).

Л. Е. Родин (1981), цитируя зарубежных авторов, пишет, что аридные экосистемы сформировались под воздействием пирогенного фактора и периодически нуждаются в огне, чтобы сохранить свои позиции. Еще П. С. Паллас (1773), путешествуя по России, писал, что верстах в двадцати от Самары в степи растет трава почти с человека вышиной, которую весной надо сжигать. Очевидно, раньше палы в степи носили более системный и организованный характер. Огонь уничтожал ветошь (накопившийся сухой материал), которая, как броня, закрывала почву и препятствовала прорастанию отдельных видов растений. В настоящее время палы иногда происходят, но наблюдается явная тенденция к сокращению числа палов и к их бессистемности. Такое отношение может иметь определенные отрицательные последствия для существования степной растительности.

## Материал и методика

Нам случай дал возможность писать о степном пожаре. Поздней весной 1996 г. в 3 км к востоку от пос. Целинный Краснопартизанского р-на Саратовской обл. во время грозы возник пожар на участке ковылково-типчаковой степи, используемом как пастбище под умеренный выпас. Распространению огня на восток воспрепятствовали полевая дорога и жители поселка. С помощью пожарных машин и вспашкой противопожарной полосы они остановили огонь и в других местах. Площадь гари составила около 2 га. Нами были сделаны описания на гари и на непосредственно граничащем с ней сообществе, отделенном дорогой. Можно сказать, что оба эти сообщества до пожара относились к одной ассоциации и составляли один контур. Поэтому в качестве исходного сообщества (для сравнений с послепожарной растительностью) мы берем сообщество рядом расположенного участка, считая его идентичным обгоревшему.

## Результаты и обсуждение

Во время пожара сгорела вся ветошь и мертвый покров. Сразу после пожара были видны обгоревшие дерновины ковылка *Stipa lessingiana* и типчака *Festuca valesiaca* и торчали обугленные побеги разных видов растений. На первый взгляд могло бы показаться, что пожар был катастрофическим и нанес непоправимый урон сообществу. Аспект был черным. Однако не все обгоревшие дерновины типчака и ковылка, как оказалось, потеряли жизнеспособность. Уже в августе этого же года из спящих и придаточных почек начали отрастать вегетативные побеги типчака, ковылка и других злаков (родов *Poa* и *Agrostis*) из группы зимнезеленых растений.

Следует отметить, что территория, где имел место пожар, относится к подзоне сухих бедноразнотравных степей на суглинистых каштановых почвах различной степени засоленности. Господствующими формациями здесь являются ковылковая (*Stipa lessingiana*), типчаковая (*Festuca valesiaca*) и пырейная (*Elytrigia repens*), последняя чаще по отрицательным элементам рельефа на аллювиальных почвах. К коренным ассоциациям этих формаций следует отнести ковылково-типчаковую, ковылково-тырсовую, тырсово-ковылково-типчаковую, тырсово-типчаковую, а эдификаторной синузией ценозов этих ассоциаций являются крупно- и мелкодерновинные злаки. Фон растительности создается преимущественным господством типчака и в меньшей степени ковылей, из которых преобладает то *Stipa lessingiana*, то *S. capillata*. Разнотравье представлено небольшим набором ксерофильных видов (*Limonium gmelinii*, *Onosma polychromum*, *Erigeron canadensis*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Verbascum phoeniceum*, *Euphorbia seguieriana*, *Silene wolgensis* и др.).

Некоторые ассоциации этих степей представляют собой среднюю стадию пастбищной дигрессии. Это типчаково-полынковая, ковылково-полынковая, тырсово-полынковая и полынковая ассоциации. Во всех значительную роль играет полукустарничек *Artemisia austriaca*.

Флористический состав ковылково-типчакового сообщества до пожара приведен в табл. 1.

Видно, что видовой потенциал сообщества не очень велик. Число видов в сообществе колеблется в пределах 21—24, а видовая насыщенность на 1 м$^2$ не превышает 8—10 видов (рис. 1). Наиболее обилен типчак, только у него отмечена абсолютная максимальная встречаемость. К типчаку примешивается ковылок, создающий крупнодерновинный микрорельеф. Некоторые его дерновины, наподобие кочек, достигают 30 см в диам. (рис. 1, 2). Остальные виды по обилию и численности незначительны (табл. 1). Травостой в целом несомкнутый и неравномерный из-за крупных дерновин ковылка и типчака. Аспект желтовато-оливковый, много ветоши. Намечаются 3 яруса (рис. 2): 1-й ярус, высотой 50—60 см, представлен единичными генеративными побегами *Stipa lessingiana*, не сомкнут; 2-й ярус (20—25 см) самый продуктивный и жизнеспособный, он представлен большим количеством видов (*Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*, *Limonium gmelinii*, *Erigeron canadensis* и др.), его сомкнутость 15—30 %; 3-й ярус, высотой 5—7 см, состоит в основном из однолетников и очень разрежен.

Проективное покрытие травостоя составляет 60 %, а истинное не превышает 40 %. Задернение почвы полное и довольно плотное. Естественно, это состояние не способствует хорошему возобновлению и жизненности большинства видов растений. Даже эдификатор сообщества *Festuca valesiaca* с максимальной встречаемостью и высоким обилием достаточно угнетен. Его дерновины невысоки (рис. 2) и с небольшим количеством генеративных побегов. Семенное возобновление отсутствует. Таковы же были характеристики этого сообщества и в 1997 г.

В табл. 2 приведено описание, сделанное на сгоревшем контуре через год после пожара.

Флористический состав сообщества значительно увеличен. Подавляющее большинство дерновин типчака (около 90 % из 92 учтенных дерновин) начали восстанавливаться. Примерно половина из них восстановилась полностью, 25—30 % — частично, а 10 % (чаще это мелкие дерновинки) (рис. 3) совершенно не восстановились. Следовательно, мелкие и более молодые дерновины типчака не перенесли пожара и целиком сгорели, а корневые системы более крупных растений (несмотря на выгорание надземных частей) сохранили жизнеспособность и растения проявили активный рост (рис. 3). Измерения показали (рис. 4), что линейный прирост вегетативных побегов на полностью восстановившихся дерновинах типчака составил в среднем 15—20 см, а генеративных — 40—50 см. Отмечено хорошее генеративное развитие и жизненность типчака. По сравнению с типчаком значительно хуже восстановился ковылок (*Stipa lessingiana*). Более 80 % его дерновин сгорели полностью. Это можно объяснить тем, что дерновины ковылка, приподнятые над поверхностью почвы на

### ТАБЛИЦА 1

### Флористический состав ковылково-типчакового сообщества до пожара, описание 1 от 25 VII 1996

| Вид | Обилие | Проективное покрытие, % | Высота, см |
|---|---|---|---|
| Примитивные полукустарнички | | | |
| *Artemisia austriaca* | sol. | < 1 | 18—22 |
| Многолетние травы | | | |
| *Festuca valesiaca* | cop.$_3$ | 30—35 | $\frac{8}{22-30}$ |
| *Stipa lessingiana* | cop. | 10—15 | $\frac{20}{60}$ |
| *S. capillata* | sol. | < 1 | 14 |
| *Poa bulbosa* | sol. | < 1 | $\frac{5}{18}$ |
| *P. stepposa* | sol. | < 1 | $\frac{8}{28}$ |
| *Artemisia absinthium* | sol. | < 1 | 26 |
| *Onosma polychromum* | un. | < 1 | $\frac{14-16}{38}$ |
| *Verbascum phoeniceum* | sol. | < 1 | 1—6 |
| *Limonium gmelinii* | sol. | < 1 | 32 |
| *Lactuca tatarica* | sol. | < 1 | 34 |
| *Tripleurospermum perforatum* | sol. | < 1 | 18 |
| Двулетники | | | |
| *Erysimum canescens* | sol. | < 1 | 24 |
| *Sisimbrium altissimum* | sol. | < 1 | 18—20 |
| Однолетники | | | |
| *Lappula* sp. | sol. | < 1 | 12 |
| *Alyssum turkestanicum* | sol. | < 1 | 8 |
| *Androsace elongata* | sol. | < 1 | 1—6 |
| *Bromus squarrosus* | sol. | < 1 | 16—18 |
| *Dracocephalum thymiflorum* | sol. | < 1 | 16 |
| *Atriplex tatarica* | sol. | < 1 | 16 |
| *Polygonum aviculare* | sol. | < 1 | 12—16 |
| *Eremopyrum triticeum* | sol. | < 1 | 14 |
| *Erigeron canadensis* | sol. | < 1 | 34 |

Примечание к табл. 1 и 2. Над чертой — высота вегетативных побегов, под чертой — генеративных.

ТАБЛИЦА 2

Флористический состав типчакового сообщества, возникшего на месте гари через год после пожара (описание 2 от 27 VII 1997)

| Вид | Обилие | Проективное покрытие, % | Высота, см |
|---|---|---|---|
| Примитивные полукустарнички | | | |
| *Artemisia austriaca* | sol. | < 1 | 4—6 (проростки) |
| *Tanacetum achilleifolium** | sol. | < 1 | 2—4 (проростки) |
| Многолетние травы | | | |
| *Festuca valesiaca* | cop.3 | 25—30 | $\frac{16}{40-50}$ |
| *Stipa lessingiana* | sol. | < 1 | 14 |
| *Poa bulbosa* | un. | + | 3—4 |
| *P. stepposa* | sol. | < 1 | 24 |
| *Agropyron cristatum** | un. | + | $\frac{10}{22}$ |
| *Elytrigia repens** | sol. | < 1 | $\frac{22}{28}$ |
| *Ornithogalum fisherianum** | sol. | < 1 | 8 |
| *Iris pumila** | un. | + | 8 |
| *Onosma polychromum* | un. | + | 10—12 |
| *Tragopogon podoliens** | sol. | < 1 | 14—16 |
| *Limonium gmelinii* | sol. | < 1 | 45 |
| *Verbascum phoeniceum* | sol. | < 1 | $\frac{7}{48}$ |
| *Eringium planum** | sol. | < 1 | 60 |
| *Crepis sibirica** | sol. | < 1 | 42 |
| *Cirsium arvense** | un. | + | 4 |
| *Cirsium* sp. | un. | + | 4 |
| *Lactuca tatarica* | sol. | < 1 | 34 |
| *Tripleurospermum perforatum* | sol. | < 1 | 24 |
| *Astragalus onobrychis** | sp. | 1—3 | 36 |
| *A. testiculatus** | sol. | < 1 | 10 |
| *A. macropus** | sol. | < 1 | 6—10 |
| *Medicago falcata** | sol. | < 1 | 16 |
| *Trifolium pratense** | sol. | < 1 | 6 |
| *Thesium arvense** | un. | + | 12—14 |
| *Veronica* sp.* | sol. | < 1 | 8—10 |
| *Artemisia absinthium* | un. | + | 6 (проростки) |
| Двулетники | | | |
| *Sisimbrium altissimum* | sol. | < 1 | 26 |
| *Erysimum canescens* | sol. | < 1 | 28 |
| Однолетники | | | |
| *Eremopyrum triticeum* | sol. | < 1 | 16 |
| *Erigeron canadensis* | sol. | < 1 | 28 |
| *Polygonum aviculare* | sol. | < 1 | 26 |
| *Atriplex tatarica* | sol. | < 1 | 15 |
| *Androsace elongata* | sol. | < 1 | 6—8 |
| *Bromus squarrosus* | un. | + | 8—10 |
| *Lappula* sp. | sol. | < 1 | 16 |
| *Alyssum turkestanicum* | sol. | < 1 | 8 |
| *Dracocephalum thymiflorum* | sol. | < 1 | 16 |

Примечание. * — виды, не встречавшиеся на негоревшем участке.

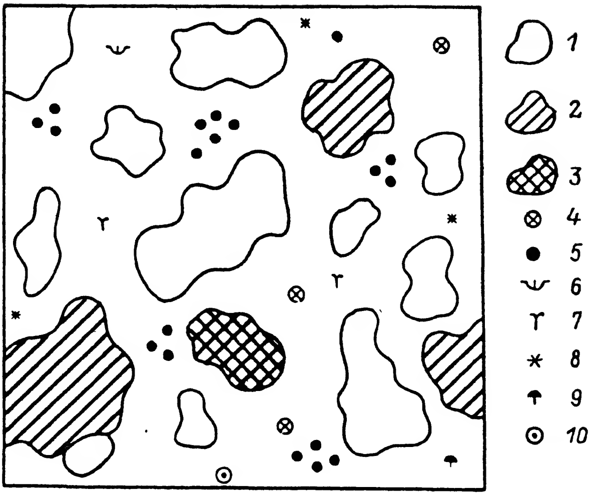


Рис. 1. Горизонтальная проекция травяного покрова ковылково-типчакового сообщества до пожара (июль 1996 г., площадка 1 м²).

*1 — Festuca valesiaca, 2 — Stipa lessingiana, 3 — S. capillata, 4 — Artemisia austriaca, 5 — Alyssum turkestanicum, 6 — Onosma polychroma, 7 — Limonium gmelinii, 8 — Dracocephalum thymiflorum, 9 — Verbascum phoeniceum, 10 — Poa stepposa.*

6—8 см, оказались больше подвержены огню. Около 20 % дерновин ковылка проявляют слабые признаки восстановления, на них отмечены единичные вегетативные побеги до 12—16 см выс. (рис. 3). Устойчивыми к пожару оказались корневищные, луковичные и семена однолетних растений. Их всхожесть стимулировалась огнем. В целом видовой состав сообщества (описание 2) увеличился почти вдвое по сравнению с описанием 1 и составил 39 видов. При этом значительно увеличились численность и встречаемость однолетников, что, вероятно, можно объяснить обновлением субстрата. Видовая насыщенность на 1 м² составила 12—14 видов (рис. 3). Абсолютная встречаемость отмечена лишь у типчака как доминанта. Другие виды по обилию и численности незначительны, формирующийся травостой довольно равномерный.

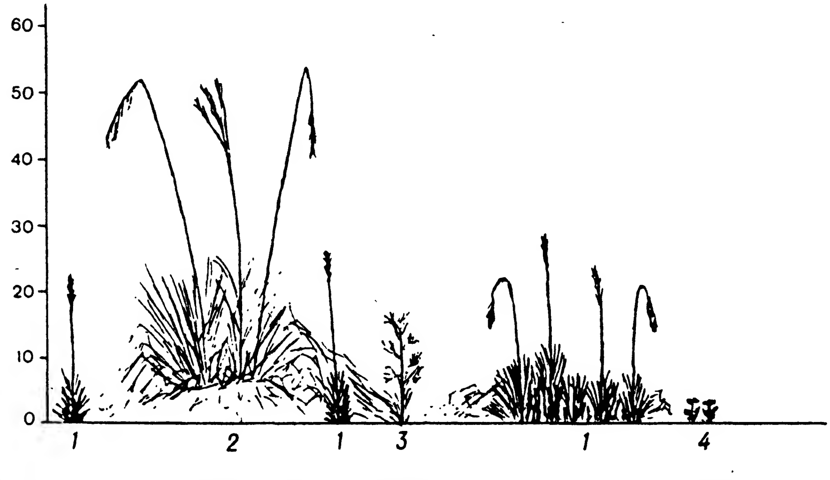


Рис. 2. Вертикальная проекция травяного покрова ковылково-типчакового сообщества до пожара (июль 1996 г.).

*1 — Festuca valesiaca, 2 — Stipa lessingiana, 3 — Artemisia austriaca, 4 — Androsace elongata.* По вертикальной оси — высота растений, см.

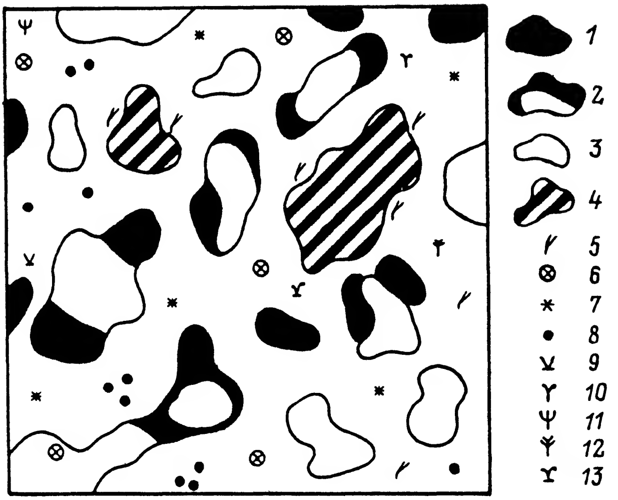


Рис. 3. Горизонтальная проекция травяного покрова типчакового сообщества на месте ковылково-типчакового через год после пожара (июль 1997 г., площадка 1 м²).

*1—3* — дерновины *Festuca valesiaca* (*1* — полностью сгоревшие и невосстановившиеся, *2* — сгоревшие и частично восстановившиеся, *3* — полностью восстановившиеся), *4* — полностью сгоревшие дерновины *Stipa lessingiana*, *5* — отдельно отрастающие побеги *S. lessingiana*, *6* — *Artemisia austriaca*, *7* — *Astragalus onobrychis*, *8* — *Alyssum turkestanicum*, *9* — *Tragopogon podoliense*, *10* — *Limonium gmelinii*, *11* — *Crepis sibirica*, *12* — *Medicago falcata*, *13* — *Androsace elongata*.

Начинается становление вертикальной структуры (рис. 4). Проективное покрытие почвы растениями составляет не более 30—40 %, 60 % — обнаженная земля.

Итак, после пожара на первой стадии восстановления наблюдается смена ковылково-типчакового сообщества типчаковым, значительно более богатым по видовому составу (табл. 2), с равномерной структурой, хорошей жизненностью, т. е. со всеми признаками, способствующими образованию более продуктивного сообщества.

Можно сделать вывод, что пожар не был катастрофическим, имел, скорее, положительные последствия. Ковылково-типчаковое сообщество после пожара на начальной стадии преобразовалось в типчаковое — новое сообщество с другим видовым составом, другой структурой и, главное, другими фитоценотическими отношениями. Вследствие выхода из травостоя соэдификатора *Stipa lessingiana*

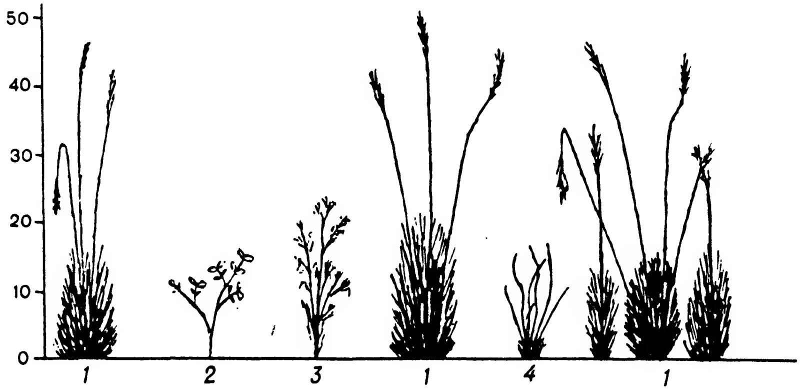


Рис. 4. Вертикальная проекция травяного покрова типчакового сообщества на месте ковылково-типчакового после пожара (июль 1997 г.).

*1* — *Festuca valesiaca*, *2* — *Astragalus onobrychis*, *3* — *Artemisia austriaca*, *4* — *Stipa lessingiana*. По вертикальной оси — высота растений, см.

снизилась конкуренция, сильно ограничивавшая участие других злаков и разнотравья, усилилась эдификаторная роль типчака, освободившиеся места быстро были заняты новыми видами из разнотравья. Так начался процесс становления нового ценоза. Возможно, что типчаковое сообщество — это временная промежуточная стадия, которая в будущем вернется к ковылково-типчаковой. Какие-либо значительные выводы делать преждевременно, но уже сейчас можно сказать, что огонь не грозит существованию степной растительности. Совершенно очевидна необходимость в продолжении исследований по изучению пирогенных циклов степи.

Авторы выражают благодарность В. Г. Мичурину (Саратовский государственный педагогический университет им. К. С. Федина) за помощь в проведении исследований и консультации по флоре.

Экспедиционные исследования проводились за счет гранта ГНП «Биологическое разнообразие».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Комаров Н. Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., 1951. 328 с.

*Лавренко Е. М.* Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской обл.) // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 1. С. 77—78.

*Паллас П. С.* Путешествие по разным провинциям Российской Империи. СПб., 1773. Ч. 1. 784 с.

*Работнов Т. А.* О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1605—1611.

*Родин Л. Е.* Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ // Сов. ботаника. 1946. Т. 14. № 13. С. 147—162.

*Родин Л. Е.* Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1673—1684.

*Семенова-Тян-Шанская А. М.* Динамика степной растительности. М.; Л., 1966. 172 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных стран. 1995. 990 с.

*Axelrod D. J.* Evolution of the Madro-Fertiary Geoflora // Bot. Rev. 1958. Vol. 24. N 7. P. 433—509.

**Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН**
**Санкт-Петербург**

**Получено 16 IV 1998**

## SUMMARY

The fire was not catastrophic for dry steppe in Saratov region. As a result of the fire, a Stipa lessingiana — Festuca valesiaca community was succeeded by a Festuca valesiaca community. The general idea is that the existence of the steppe vegetation is not threatend with the fire. A new community has been generated which had rich species composition, different structure and other phitocoenotic relations. Competitive capacity of *Festuca valesiaca* becomes stronger. The free places became occupied by the species of xerophytic forbs.

УДК 582.683.2 (234.81)

© К. Ф. Хмелев, Л. Н. Скользнева

# СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ *SCHIVERECKIA PODOLICA* (*BRASSICACEAE*) НА ИЗВЕСТНЯКАХ СЕВЕРА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

## K. F. KHMELEV, L. N. SCOLSNEVA. THE STATE OF THE POPULATIONS OF *SCHIVERECKIA PODOLICA* (*BRASSICACEAE*) ON THE LIMESTONES OF THE NORTH OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND

Приведены сведения о распространении редкого реликтового вида *Schivereckia podolica* на территории Известнякового севера Среднерусской возвышенности. С учетом основных популяционных характеристик (возрастных спектров, площади и плотности) анализируется состояние вида. Выделены местообитания с оптимальным, удовлетворительным и критическим состоянием вида. Рекомендованы специальные меры охраны.

Ключевые слова: *Schivereckia podolica*, Среднерусская возвышенность, популяция.

*Schivereckia podolica* L. — редкий, реликтовый вид среднерусской флоры, занесенный в Красную книгу СССР и нуждающийся в строгой охране. В пределах северной известняковой части ареала *S. podolica* встречается в бассейне нижнего течения р. Быстрой Сосны и в сопредельных частях долины р. Дон.

Исходными данными для определения современного состояния вида послужили материалы гербария заповедника «Галичья гора», а также сведения об ареале вида, опубликованные в ряде работ (Виноградов, Голицын, 1950, 1954, 1956, 1960; Голицын, 1956; Виноградов и др., 1960; Казакова, 1984). По указанным источникам были отмечены следующие местонахождения *S. podolica*: левый берег р. Быстрая Сосна — между г. Елец и устьем р. Пальна, между селами Талица и Суворовка, между устьем оврага Корытное и с. Засосенка; правый и левый берег р. Воргол,[1] левый берег р. Пальна; правый берег р. Быстрая Сосна — в окрестностях д. Сахаровки, лог у Сахаровки; правый берег р. Дон — урочище Сокольская гора, урочище Галичья гора; долина р. Чечера; левый берег р. Дон — урочище Докторова гора, урочище Морозова гора; правый берег балки Сухая Лубна.

Повторное обследование этой части ареала показало, что за прошедшее время произошли некоторые изменения. В 2 точка ареала шиверекия исчезла: между Ельцом и устьем Пальны (вследствие разработки здесь карьера) и в заповедном урочище «Быкова Шея» (вследствие изменения фитоценотической обстановки).

В отдельных точках ареала площади, занятые шиверекией, заметно сократились. Так, в долине р. Чечера шиверекия была известна в 3 точках: ниже с. Варваровка, против с. Писаревка (с. Александровка) и у с. Липовка. В настоящее время шиверекия осталась лишь в одном месте — между селами Васильевка и Липовка. Причиной сокращения площадей является сильный антропогенный пресс, характерный для балки Чечера. Балка интенсивно посещается жителями близлежащих сел, там выпасается скот, строятся дачи. В урочище Докторова гора из указанных М. В. Казаковой (1984) нескольких сот квадратных метров популяции шиверекии в удовлетворительном состоянии находятся лишь несколько десятков квадратных метров, приуроченных к открытым известняковым обнажениям. На задернованном склоне урочища между выходами известняка шиверекия встречается отдельными экземплярами в крайне угнетенном состоянии. Сокращаются площади шиверекии в долине р. Воргол вследствие зарастания склонов деревьями: *Tilia cordata*,[2] *Quercus robur*, *Malus praecox*, *Pyrus communis*, *Acer tataricum*, *Sorbus aucuparia* и др. В отдельных точках долины вид уже не отмечается. На правом берегу — это лес в 1 км выше с. Рябинки, овраг ниже Хамовской мельницы; на левом берегу — лес ниже ст. Казаки и у с. Дерновка. Существенно сократились площади популяции на левом берегу р. Быстрая Сосна, в 1 км к востоку от с. Талица, где также был разработан карьер.

---

[1] В долине Воргола было известно 11 точек нахождения вида.

[2] Латинские названия даны по С. К. Черепанову.

Характеристика ценопопуляций *Schivereckia podolica*

| Местонахождение | Участие особей, % | | | Площадь, м² | Плотность на 1м², шт. | Индекс возрастности |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | молодых | генеративных | старых вегетативных | | | |
| Урочище Галичья гора | 53.4 | 40.4 | 6.2 | 3600 | 17.6 | 0.2736 |
| Урочище Сокольская гора | 22.5 | 57.8 | 19.8 | 3900 | 12.9 | 0.5031 |
| Низовья р. Сосна | 19.9 | 57.5 | 22.6 | 4500 | 6.8 | 0.5347 |
| Долина р. Воргол: | | | | | | |
| урочище Чаща (левый берег) | 26.2 | 49.5 | 24.3 | 860 | 5.2 | 0.5140 |
| урочище Воргольское | 8.3 | 68.2 | 23.6 | 218 | 6.1 | 0.5742 |
| урочище Воронов Камень | 9.1 | 68.9 | 21.8 | 120 | 5.8 | 0.6224 |
| Левобережье р. Пальна | 40.4 | 33.8 | 25.9 | 1100 | 6.9 | 0.4384 |
| Р. Быстрая Сосна, окр. Сахаровки | 30.4 | 35.3 | 34.3 | 52 | 10.5 | 0.5485 |
| Овраг Воронец | 8.6 | 61.6 | 29.8 | 49 | 5.6 | 0.6725 |
| Долина р. Чечера | 21.5 | 60.3 | 18.2 | 124 | 8.5 | 0.4916 |
| Урочище Докторова гора | 31.2 | 52.6 | 16.2 | 53 | 9.3 | 0.4123 |
| Урочище Морозова гора | 10.2 | 52.0 | 37.8 | 1270 | 9.5 | 0.6586 |
| Балка Сухая Лубна | 50.9 | 43.4 | 5.7 | 6.5 | 13.3 | 0.2913 |

Самые крупные популяции *Schivereckia podolica* площадью в несколько тысяч квадратных метров находятся в урочищах Галичья гора, Сокольская гора и на левом берегу р. Быстрая Сосна между устьем оврага Корытное и с. Засосенка. Анализ основных характеристик популяций (см. таблицу) показал, что наиболее благоприятные условия для развития *S. podolica* сложились в заповедном урочище Галичья гора. Здесь в возрастном спектре преобладают проростки, ювенильные особи и средневозрастные генеративные, что свидетельствует об устойчивом положении вида. И хотя первый максимум, очевидно, носит временный характер, преобладание средневозрастных особей при высокой численности молодых (*p*—*v*) (54.3 %) указывает на благоприятные условия для возобновления вида. При общем удовлетворительном состоянии *S. podolica* в данном урочище следует отметить, что в отдельных местообитаниях состояние вида неудовлетворительно. Здесь вследствие зарастания скал древесно-кустарниковыми видами и сильного затенения *S. podolica* развивается слабо и чувствует себя угнетенно. В возрастном спектре преобладают субсенильные и сенильные особи. Участие молодых особей минимально (5.2—7.0 %). Общая площадь таких местообитаний около 800 м², что составляет почти 1/4 от всех площадей, занятых видом на Галичьей горе. На склонах участков Галичьей горы (в настоящее время сильно заросших лесом), где ранее шиверекия отмечалась, нами она не обнаружена.

В урочище Сокольская гора и на скалах в низовьях р. Быстрая Сосна между устьем оврага Корытное и с. Засосенка возрастные спектры ценопопуляций по участию молодых, генеративных и старых вегетативных особей оказались достаточно близки (см. таблицу). В этих ценопопуляциях отмечено приблизительно равное участие молодых и старых вегетативных особей при высокой доле генеративных (58 %). Принимая во внимание значение индекса возрастности — 0.5, можно предположить, что в настоящее время в этих точках ареала ценопопуляции вида находятся в относительно стабильном состоянии. Труднодоступность местонахождений способствует сохранению здесь шиверекии. Следует лишь заметить, что в низовьях р. Быстрая Сосна ощущается более сильное антропогенное воздействие: выжигается и выкашивается плато, в непосредственной близости к коренному берегу расположена грунтовая дорога, в нижней части склона отмечены следы заброшенных каменоломен. Возможно, вследствие этих причин плотность ценопопуляции на р. Быстрая Сосна в 2 раза меньше таковой на Сокольской горе.

Гораздо меньшие площади (49—53 м²) *S. podolica* занимает на правобережье р. Быстрая Сосна — южнее с. Сахаровка, на р. Воронец и в урочище Докторова гора. В окрестностях с. Сахаровка в возрастном спектре преобладают в одинаковой пропорции старые генеративные и субсенильные особи. Участие остальных возрастных групп незначительно. Дальнейшее развитие ценопопуляции может складываться следующим образом: если имеющееся здесь поколение зачатков реализует новую волну возобновления, вид будет успешно существовать; если этого не будет, то возрастной спектр примет правосторонний характер и положение *S. podolica* будет неустойчивым. С учетом антропогенных воздействий, выжигания и прогона скота в нижней части склона возможен второй вариант.

В овраге Воронец локальные ценопопуляции *S. podolica* сосредоточены в 2 точках, на небольших по площади (4—16 м²) выходах известняка: на правом берегу р. Воронец в 0.5—1 км выше слияния двух воронцовских оврагов и напротив истока р. Воронец. На этих участках интенсивно выпасается скот. Ввиду незначительных размеров участков существование *S. podolica* в данном месте находится под угрозой. Об этом свидетельствует также возрастной спектр, в котором преобладают старые генеративные и субсенильные особи, и большое значение индекса возрастности (см. таблицу).

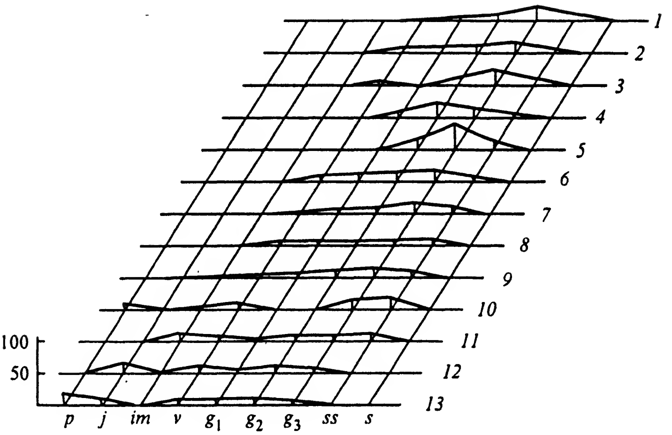
В урочище Докторова гора ценопопуляции *S. podolica* приурочены к южной окраине нижней части склона. Шиверекия сосредоточена здесь в 11 точках небольших по площади выходах известняка, расположенных на расстоянии 2—15 м друг от друга. В возрастном спектре преобладают молодые и старые генеративные особи, на долю подроста приходится 31.2 %. Участие старых вегетативных особей незначительно. В настоящий момент состояние ценопопуляции на известняковых выходах вполне удовлетворительно. На склоне, задернованном крупнотравьем (*Seseli libanotis*, *Salvia verticillata*, *Elytrigia intermedia*, *Scutellaria supina*, *Phlomis tuberosa* и др.), шиверекия практически исчезла. Наметившийся процесс зарастания склона кустарниками и приуроченность ценопопуляций к нижней части склона, где регулярно прогоняется скот, могут в дальнейшем привести к критическому положению вида в этом урочище.

На р. Чечера отмечена аналогичная приуроченность вида к небольшим по площади выходам известняка (9 локальных точек общей площадью от 0.25 до 15 м²). Интенсивная антропогенная нагрузка, преобладание в возрастном спектре старых генеративных особей с минимальным участием молодых создает непосредственную угрозу существования вида.

В долине р. Воргол нами отмечено 5 локальных точек нахождения вида. По левому берегу на скалах в урочище Чаща, на скалах в лесу ниже с. Дерновка, по правому берегу перед урочищем Чаща, на скалах урочищ Воронов Камень и Воргольское. В урочище Чаща *Schivereckia podolica* произрастает на скалах площадью 300—500 м², в нижней части сильно заросших лесом (около 70 %). В возрастном спектре ценопопуляции преобладают старые генеративные и субсенильные особи; на отдельных, хорошо освещенных скалах — средневозрастные генеративные. На открытых участках скал на долю ювенильных и имматурных особей приходится около 16 %, а в нижней, затененной части — 9—14 %. Эти данные свидетельствуют о том, что затенение не является препятствием для прорастания семян шиверекии. Так, на р. Пальна в условиях затенения на долю молодых особей приходится до 30 %, но в дальнейшем большинство из них не достигает половозрелого состояния. На склонах, заросших лесом, в возрастном спектре часто полностью отсутствуют генеративные особи.

В урочищах Воргольское и Воронов Камень максимум в возрастном спектре приходится на средневозрастные и старые генеративные особи. На большей части площадей в урочище Воронов Камень преобладают ценопопуляции с правосторонним спектром, положение вида смещается в неблагоприятную сторону.

На р. Пальна ценопопуляции *S. podolica* также приурочены к известняковым скалам площадью 180—300 м². Возрастной спектр представлен двувершинной кривой с максимумом на имматурных и субсенильных особях. Преобладание имматурных



Возрастные спектры популяций *Schivereckia podolica* в известняковой части ареала.

Местонахождения популяций: *1* — урочище Воронец; *2* — устье р. Сосна; *3* — урочище Воронов Камень; *4* — р. Воргол, урочище Воргольское; *5* — р. Чечера; *6* — урочище Морозова гора; *7* — урочище Сокольская гора; *8* — урочище Докторова гора; *9* — р. Воргол, урочище Чаша; *10* — р. Сосна, окр. д. Сахаровка; *11* — р. Пальна; *12* — балка Сухая Лубна; *13* — урочище Галичья гора. По горизонтальной оси — возрастные состояния (*p* — проростки, *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — вегетативные, $g_1$ — $g_3$ — генеративные, *ss* — субсенильные, *s* — сенильные растения); по вертикальной оси — количество особей, %.

особей свидетельствует об успешном возобновлении вида, но в связи с идущим процессом зарастания скал можно предположить, что основная масса имматурных особей так и не достигнет генеративного состояния. Преобладание субсенильных особей свидетельствует о том, что на этом участке состояние вида смещается в регрессивную сторону.

В урочище Морозова гора на большей части занимаемой шиверекией территории состояние вида неудовлетворительно. В возрастном спектре преобладают старые генеративные и субсенильные особи. Возобновление вида отмечено на небольших по площади (в целом около 30 м²) открытых выходах известняка. На задернованных склонах с преобладанием *Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata* возобновление вида сильно ослаблено. В возрастном спектре полностью отсутствуют проростки и ювенильные особи. Кроме того, наблюдается увеличение длительности имматурного и виргинильного состояния, что свидетельствует о замедленных темпах развития ценопопуляции.

Небольшая (несколько квадратных метров) ценопопуляция шиверекии находится в балке Сухая Лубна. В возрастном спектре преобладают ювенильные и средневозрастные генеративные особи, что говорит о существовании здесь некогда большей по площади ценопопуляции. На это указывают и более ранние исследования других авторов (Виноградов, Голицын, 1960; Казакова, 1984).

При общем разнообразии возрастных спектров в пределах ареала (см. рисунок) все они сводятся к 3 типам: с преобладанием в возрастном спектре средневозрастных генеративных, старых генеративных и субсенильных особей совместно с имматурными.

В первом типе выделены одновершинные спектры (0.8 %) и двувершинные, в которых кроме средневозрастных особей преобладает какая-либо группа подроста (23.6 %). Во втором типе на долю одновершинных спектров приходится 34.3 % и двувершинных — 34.4 %. Третий тип возрастных спектров составляет 6.9 %.

Возрастные спектры с преобладанием старых генеративных и субсенильных особей характерны для ценопопуляций на сильно задернованных и заросших древесно-кустарниковыми видами склонах и скалах. На открытых скалах в возрастном спектре преобладают средневозрастные генеративные особи с максимальным числом генеративных побегов. В зависимости от условий освещения меняется и плотность ценопопуляций (с 2.1 до 18.4).

В настоящее время на территории «известнякового» севера Среднерусской возвышенности преобладают ценопопуляции с правосторонним возрастным спектром (при достаточно высоком участии подроста). Положение вида пока не вызывает опасения. Но в отдельных точках ареала шиверекия находится в критическом состоянии: это р. Чечера, овраг Воронец, урочище Морозова гора, р. Воргол — правый берег, урочище Чаща, лес ниже с. Дерновка, урочище Воронов Камень.

В последнее время в силу естественных причин значительно сузился диапазон приемлемых для вида экологических условий. В известняковой части ареала ранее шиверекия встречалась по скалам, по кустарниковым (в основном спирейным) степям и по низкоосочковым каменистым степям вместе с *Potentilla tanaitica*, *Scutellaria chitrovo* и некоторыми другими видами (Виноградов, Голицын, 1960), в настоящее время шиверекию отличает строгая приуроченность к открытым известнякам, даже если их площадь не превышает нескольких квадратных метров. Вне скал, среди степных склонов (урочища Морозова гора, Галичья гора, Докторова гора) состояние оставшихся фрагментов популяции критическое. Таким образом, основными причинами, приводящими к сокращению ареала *Schivereckia podolica*, являются: зарастание скал древесно-кустарниковыми видами, формирование на степных склонах сомкнутых плотнодерновинных растительных сообществ, прямое и косвенное антропогенное воздействие.

Исходя из этого, для сохранения вида, во-первых, необходима организация специального режима охраны во всех пунктах нахождения вида. Шиверекия является примером вида, чутко реагирующего на антропогенный пресс, и гарантом ее сохранности может быть только заповедный режим. Во-вторых, необходимо проведение биотехнических (вырубка) мероприятий, связанных с обеспечением достаточных условий освещенности.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Виноградов Н. П., Голицын С. В.* Реликты Северного Дона // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 1. С. 70—71; № 2. С. 224—228.

*Виноградов Н. П., Голицын С. В.* Сниженные альпы и тимьянники Среднерусской возвышенности // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 3. С. 423—430.

*Виноградов Н. П., Голицын С. В.* Ледниковые реликты внутри эрратики // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1956. Т. 36. С. 97—106.

*Виноградов Н. П., Голицын С. В. Schivereckia podolica* Andrs. на Среднерусской возвышенности // Изв. Воронеж. отд-ния Всесоюз. бот. о-ва. 1960. С. 23—27.

*Виноградов Н. П., Голицын С. В., Денисова Л. В.* Ботанические памятники природы Центрально-Черноземных областей // Охрана природы и заповедное дело в СССР. М., 1960. Вып. 5. С. 3—37.

*Голицын С. В.* Быкова Шея — центр средоточия реликтовых растений Северного Дона (Материалы к истории растительности Среднерусской возвышенности) // Бюл. О-ва естествоиспытателей при Воронеж. гос. ун-те. 1956. Т. 10. С. 39—44.

*Казакова М. В.* Флора Липецкой области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1984. 20 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 507 с.

Воронежский государственный университет

Получено 7 V 1997

## SUMMARY

The information about an area of a rare and relict species *Schivereckia podolica* L. grown on the limestone's north of the Middle Russian Upland is given. The conditions of the species is analysed in view of its main population characteristics (age of spectra, areas and density). Habitats with optimal, satisfactory and critical conditions of the species are identified. The special measures of protection are recommended.

УДК 005.581.1.44 : 581.522.5 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

© И. С. Антонова, Р. А. Тертерян

# К ВОПРОСУ О СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КРОНЫ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

I. S. ANTONOVA, R. A. TERTERJAN. ON THE STRUCTURAL ORGANIZATION OF THE *PINUS SYLVESTRIS* CROWN

Рассмотрены закономерности развития дерева *Pinus sylvestris* как многоуровневой системы. Ветвью считается система осей, образованная в результате роста и развития отходящей от ствола боковой оси. В пределах кроны сосны совокупность ветвей неоднородна и может быть подразделена на 3 типа. Обнаружена зависимость между фазой роста ствола и типом ветви, что приводит к изменению соотношения ветвей разных типов в кроне с возрастом дерева.

Ключевые слова: дерево, структура кроны, *Pinus sylvestris*, развитие ветвей, побеговые системы, влияние среды.

Проблема организации растения как пространственно-временно́й метамерной системы, состоящей из повторяющихся элементов разного уровня и разной степени целостности, в последнее время активно разрабатывается. Закономерности метамерного строения растительного организма и модули разных уровней с различной степенью подробности освещены в работах отечественных и зарубежных исследователей (Хохряков, Мазуренко, 1968; Гатцук, 1974, 1994; Halle, 1975, 1986; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991; Edelin, 1984; Гатцук, Шафранова, 1994, и др.).

Принципы организации побеговых систем непосредственным образом влияют на габитус конкретного растения, который является результатом реализации определенных, генетически обусловленных программ роста (Halle, 1975). Известно, что одна и та же архитектурная модель может соответствовать разным жизненным формам (Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978; Чистякова, 1993; Буланая, 1993). В связи с этим большой интерес представляют разнообразные исследования организации побеговых систем особей в разных экологических условиях и в разных фазах онтогенеза (Истомина, 1993; Шулькина, 1993; Волкова, 1994; Жукова, Шестакова, 1994; Ковинева, 1994; Недосеко, 1994, и др.).

Большинство работ посвящено исследованию модулей низших порядков (метамеров, побегов и, реже, осей), и содержат описания их типов, иерархии и принципов совместного роста. Подобная характеристика побеговых систем сосны обыкновенной дана авторами в предыдущих работах (Антонова, Тертерян, 1994, 1997). Однако в литературе до сих пор мало освещены проблемы организации и соподчинения модулей высших рангов, их влияния на внешний габитус особи и его изменение во времени.

Данная работа преследует цель осветить закономерности организации побеговых систем *Pinus sylvestris* L. на уровне систем осей (ветвей) и их влияние на габитус особи в разных возрастных состояниях и экологических условиях. Под разными условиями в статье подразумеваются условия произрастания особей сосны одиночно и в лесном сообществе в разных географических районах.

Конкретные задачи исследования: 1) классифицировать совокупность осевых систем (ветвей), представленных на деревьях сосны; 2) исследовать распределение типов ветвей в кроне особей разных возрастов и их расположение по высоте ствола; 3) сопоставить представленность в кроне ветвей разного типа с ее внешним видом в разных возрастных состояниях.

## Материал и методика

Чтобы избежать неоднозначности в понимании терминов, укажем, что в данной работе ветвью считается система осей, возникшая в результате роста и развития апикальной меристемы первой от ствола боковой оси (оси 1-го порядка). Ветвь рассматривается как структурный элемент кроны, образованный системой осей, скоррелированных в своем совместном росте. Под осью определенного порядка понимается линейная последовательность ежегодных приростов одной меристемы; под побегом — часть оси, развившаяся из почки за один вегетационный сезон (цикл роста). Таким образом, побег в нашем понимании соответствует элементарному побегу в понимании И. А. Грудзинской (1959, 1960). Брахибласт не считается отдельным порядком ветвления, а за побег принимается ауксибласт. В данной работе ствол считается главной осью дерева, боковая ось от ствола считается осью 1-го порядка ветви, возникающие на ней боковые оси — осями 2-го порядка и т. д.

Сбор материала проводили в 1995 и 1996 гг. на южном берегу Финского залива (окрестности г. Сосновый Бор) и на коренном берегу р. Мста (д. Токари Любытинского р-на Новгородской обл.).

Климатические условия районов исследования достаточно сильно различаются по продолжительности безморозного периода (145 дней для Соснового Бора и 125 дней для Любытинского р-на), средней температуре июля (16.3 и 18.4 °С соответственно), количеству дней и сумме температур за период со среднесуточной температурой выше 5 °С (167 дней, 1750 °С; 175 дней, 2300 °С соответственно), а также количеству осадков (Агроклиматический..., 1959, 1960; Агроклиматические..., 1971, 1972).

Исследовали особи из искусственных насаждений 20-, 40- и 60-летнего возраста, произрастающие на сухих песках на месте вырубленных сосновых лесов. Почвы районов исследования подстилаются аллювиальными песками и являются песчаными поверхностно-подзолистыми. Эти почвы характеризуются незначительной мощностью профиля (около 40—60 см), что объясняется слабой интенсивностью процессов почвообразования (Аристовская, 1980; Гагарина и др., 1995).

В местах одиночного произрастания деревьев и в сомкнутых сосновых насаждениях каждого класса возраста описывали по одной пробной площади размером 400 м². Насаждения одного класса возраста в разных районах сбора материала имеют примерно одинаковую густоту стояния древостоя: 6150—6400 шт./га для 20-летних, 2400—2650 шт./га для 40-летних, 1200—1400 шт./га для 60-летних насаждений в лесных сообществах и 625—700 шт./га для 20-летних, 375—425 щт./га для 40-летних, 150—200 шт./га для 60-летних насаждений при одиночном произрастании.

Все одновозрастные насаждения относятся к сходным группам ассоциаций. Для 20-летних сообществ это P. sylvestris[1] – Cladina rangiferina – Calluna vulgaris, для 40-летних — P. sylvestris – Vaccinium myrtillus + Vaccinium vitis-idaea – Pleurozium schreberi, а для 60-летних — P. sylvestris – Calluna vulgaris + Vaccinium myrtillus – Pleurozium shreberi.

В пределах каждой пробной площади по высоте, диаметру ствола на высоте 1.3 м и симметричности развития кроны выбирали по 3 «господствующих» и 2 «угнетенных» дерева, у которых измеряли линейные приросты ствола в высоту. Различия «господствующих» и «угнетенных» особей на каждом участке приведены в табл. 1. С каждого дерева брали по 5 ветвей южной экспозиции, развивающихся из основных почек мутовки. Ветви по стволу снимали снизу вверх, с возрастным интервалом в 5—6 лет, включая и сухие. Всего было исследовано 12 пробных площадей, 60 деревьев и 300 ветвей сосны обыкновенной.

У ветвей определяли год заложения на стволе, величину годового прироста осей в см/год, перевершинивание оси 1-го порядка ветви и среднее число боковых осей в мутовке, образованной осью 1-го порядка.

Рост осей рассмотрен нами в предыдущей статье (Антонова, Тертерян, 1997), где сформулированы основные этапы этого процесса у осей разных порядков и отмечено изменение характера роста осевых образований в ходе развития ветви и онтогенеза дерева. Характер изменения ежегодных приростов оси с полным набором фаз назван нами «нормальным» характером роста осей *Pinus sylvestris*. «Нормальный» рост

---

[1] Названия видов растений приведены по сводкам: Черепанов, 1995 (сосудистые); Окснер, 1978 (лишайники); Игнатов, Афонина, 1992 (мхи).

## ТАБЛИЦА 1

Различия «господствующих» и «угнетенных» особей *Pinus sylvestris* по высоте и длине окружности ствола

| Показатель | Возраст насаждений, лет | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 20 | | | | 40 | | | | 60 | | | |
| | Одиночно | | Ценоз | | Одиночно | | Ценоз | | Одиночно | | Ценоз | |
| | Г | У | Г | У | Г | У | Г | У | Г | У | Г | У |
| Сосновый Бор | | | | | | | | | | | | |
| Высота ствола, м | 1.97 | 1.12 | 2.45 | 1.56 | 9.85 | 6.93 | 14.93 | 10.76 | 14.11 | 13.27 | 17.41 | 12.52 |
| | 2.13 | 1.03 | 2.37 | 1.78 | 11.73 | 7.45 | 13.47 | 11.63 | 15.75 | 11.33 | 16.97 | 14.13 |
| | 1.84 | | 2.12 | | 8.51 | | 13.79 | | 14.86 | | 18.39 | |
| Длина окружности ствола, см | 15.8 | 8.7 | 12.1 | 5.4 | 58.9 | 37.3 | 54.2 | 48.9 | 81.4 | 64.3 | 92.3 | 78.7 |
| | 18.4 | 11.3 | 10.6 | 6.8 | 66.4 | 41.6 | 62.1 | 39.7 | 102.8 | 68.2 | 89.9 | 82.9 |
| | 16.7 | | 16.8 | | 61.7 | | 78.7 | | 98.3 | | 120.8 | |
| Р. Мста | | | | | | | | | | | | |
| Высота ствола, м | 2.53 | 1.98 | 1.87 | 1.34 | 9.67 | 7.13 | 13.17 | 11.13 | 15.33 | 12.98 | 19.71 | 14.37 |
| | 2.81 | 1.56 | 1.64 | 1.27 | 11.95 | 6.91 | 14.89 | 12.76 | 15.71 | 13.09 | 18.67 | 15.54 |
| | 2.47 | | 2.01 | | 9.17 | | 15.01 | | 16.97 | | 17.98 | |
| Длина окружности ствола, см | 21.8 | 13.7 | 13.9 | 8.7 | 71.6 | 54.3 | 59.7 | 43.4 | 118.7 | 82.9 | 111.3 | 87.6 |
| | 25.3 | 15.9 | 16.7 | 11.4 | 69.3 | 49.7 | 68.3 | 39.9 | 112.9 | 76.4 | 98.7 | 74.9 |
| | 23.2 | | 18.3 | | 66.9 | | 62.9 | | 132.3 | | 131.9 | |

Примечание. Условия произрастания «одиночно» — одиночно произрастающие особи, «ценоз» — сомкнутые лесные насаждения; класс особи: Г — господствующие, У — угнетенные.

наиболее отчетливо можно наблюдать у осей 1-го порядка, доминирующих в развитии в своей мутовке, на растениях 45—50-летнего возраста. Он имеет 5 фаз: 1) фаза начальных малых, слабо увеличивающихся приростов; 2) фаза резко увеличивающихся с каждым годом годичных приростов; 3) фаза максимальных и стабильных во времени приростов; 4) фаза резко падающих с возрастом оси приростов; 5) фаза малых, слабо уменьшающихся приростов (рис. 1).

Классификацию ветвей проводили по характеру роста, продолжительности жизни оси 1-го порядка, ее линейным размерам, по количеству образовавшихся боковых осей 2-го порядка. Интегральным показателем этих параметров является суммарный прирост осей одного порядка за год, который является функцией от всех вышеперечисленных признаков и рассчитывается по формуле:

$$\text{Пр}_{\Sigma_i} = \sum_{j-0}^{n} X_{ij},$$

где $\text{Пр}_{\Sigma_i}$ — суммарный прирост осей i-того порядка за год, $X_{ij}$ — прирост j-той оси i-того порядка за год.

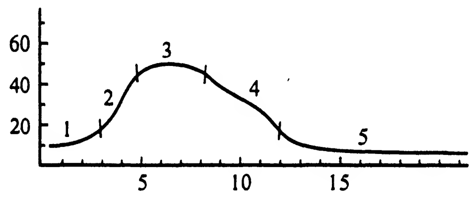


Рис. 1. «Нормальный» характер развития оси.

1—5 — фазы роста: 1 — фаза небольших, слабо увеличивающихся приростов, 2 — фаза резко увеличивающихся с возрастом приростов; 3 — фаза максимальных и стабильных приростов; 4 — фаза резко уменьшающихся приростов; 5 — фаза медленно уменьшающихся приростов. По оси абсцисс — возраст оси, лет; по оси ординат — ежегодный прирост оси, см.

## Результаты

Ветвь как структура является результатом развития осей разных порядков. Оси каждого порядка характеризуются многочисленностью и определенными закономерностями своего развития. На ветви *Pinus sylvestris* преобладают оси 2-го и 3-го порядков (Минина, Муратов, 1974; Минина, Третьякова, 1983; Антонова, Тертерян, 1997, и др.). Поэтому для общей характеристики развития ветвей анализ суммарных приростов за один год осей 1, 2 и 3-го порядков играет ключевую роль.

Сравнение кривых, отражающих изменения ежегодных суммарных приростов осей 2-го порядка на ветви, показало их сходство у всех исследованных ветвей. В начале роста ветви суммарный прирост осей этого порядка увеличивается с возрастом, затем наступает его пик и падение (рис. 2). Различия кривых у разных ветвей заключаются в продолжительности периода больших приростов (от 5 до 17 лет) и абсолютных величинах приростов в этот момент (от 38 до 112 см/год).

Анализ кривых изменения ежегодных суммарных приростов осей 3-го порядка выявил 2 их типа. В одном случае он сходен с характером роста осей 2-го порядка, а в другом — отражает медленное и слабое возрастание суммарных приростов с возрастом ветви, которое может аппроксимироваться прямой (рис. 2, *А*).

Сравнение ветвей по характерам кривых, отражающих изменения ежегодных суммарных приростов осей 1, 2 и 3-го порядков, показало малое число вариантов

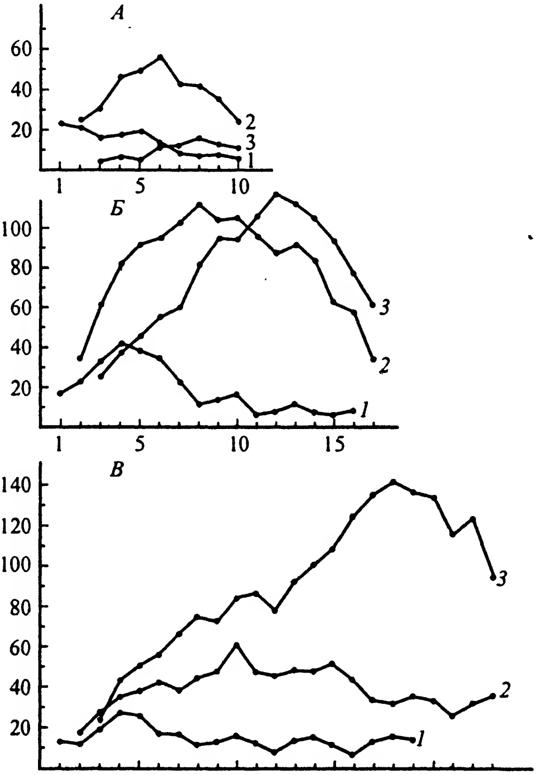


**Рис. 2. Типы ветвей по сочетанию кривых, отражающих изменение ежегодных приростов осей 1-го порядка и средних суммарных приростов осей 2-го и 3-го порядков.**

***А, Б, В*** **— комбинации кривых, т. е. сочетания кривых, характерные для:** ***А*** **— ветвей I типа (среднее для 77 ветвей),** ***Б*** **— ветвей II типа (среднее для 71 ветви),** ***В*** **— ветвей III типа (среднее для 152 ветвей). Приросты:** ***1*** **— осей 1-го порядка,** ***2*** **— осей 2-го порядка,** ***3*** **— осей 3-го порядка. По осям абсцисс — возраст оси, лет; по осям ординат — средний прирост оси, см.**

ТАБЛИЦА 2

Средняя продолжительность жизни (лет) осей 1-го порядка у разных типов ветвей *Pinus sylvestris*

| Условия произрастания | Тип ветви |  |  |  |  |  | Достоверность различий (0.05) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  | I |  | II |  | III |  |  |
|  | X±m | N | X±m | N | X±m | N |  |
|  |  |  | Сосновый Бор |  |  |  |  |
| Одиночно | 8.5±2.1 | 12 | 15.3±4.1 | 28 | 23.0±5.6 | 35 | $F_{12}+$<br>$F_{13}+$<br>$F_{23}+$ |
| Ценоз | 12.5±3.4 | 29 | 18.3±3.5 | 9 | 27.4±3.6 | 37 | $F_{12}-$; $T_{12}+$<br>$F_{13}-$; $T_{13}+$<br>$F_{23}+$ |
|  |  |  | Р. Мста |  |  |  |  |
| Одиночно | 9.9±3.0 | 7 | 13.6±4.8 | 28 | 24.1±4.8 | 40 | $F_{12}+$<br>$F_{13}+$<br>$F_{23}-$; $T_{23}+$ |
| Ценоз | 14.6±1.2 | 29 | 14.8±2.1 | 6 | 26.3±5.1 | 40 | $F_{12}-$; $T_{12}+$<br>$F_{13}+$<br>$F_{23}+$ |

Примечание к табл. 2 и 3. X — среднее арифметическое, m — ошибка среднего, N — объем выборки, $F_{ij}$ — показатели ветвей типов i и j достоверно различаются (+) или нет (−) по F-критерию Фишера, $T_{ij}$ — по T-критерию Стьюдента.

сочетания этих кривых. Среди них можно выделить 3 наиболее часто встречающиеся типа (рис. 2, *А*, *Б*, *В*).

В первом случае изменение ежегодных суммарных приростов оси 1-го порядка отражает постепенное уменьшение приростов с возрастом ветви. У осей 3-го порядка наблюдается чрезвычайно слабое увеличение приростов, которое к 6—7 годам заканчивается. В целом этот график можно аппроксимировать прямой. Суммарный рост осей 2-го порядка имеет все основные этапы «нормального» роста, описанного нами ранее (Антонова, Тертерян, 1994, 1997). У ветвей с таким сочетанием кривых суммарные приросты осей 2-го и 3-го порядков быстро (на 6—7-й год и 2—7-й год соответственно) достигают фазы уменьшения приростов (рис. 2, *А*).

В двух других вариантах сочетания кривых изменения ежегодных суммарных приростов осей первых 3 порядков оси 1, 2 и 3-го порядков поочередно достигают пика приростов в ходе развития ветви. Однако в одном случае пики кривых у осей 2-го и 3-го порядков сближены и не сильно различаются по абсолютным величинам (рис. 2, *Б*), тогда как в другом — пики разнесены во времени и сильно различаются по длине приростов (рис. 2, *В*).

Ветви с сочетанием кривых суммарных приростов осей 2-го и 3-го порядков, как на рис. 2, *А*, были названы ветвями I типа, на рис. 2, *Б* — II типа, на рис. 2, *В* — III типа.

Дальнейший анализ выявил, что у ветвей I типа изменение ежегодных приростов оси 1-го порядка описывается 4-й и 5-й фазами (рис. 1) «нормального» характера роста оси (рис. 2, *А*). Такие ветви имеют малую продолжительность жизни оси 1-го порядка (табл. 2) и малое число образуемых ею боковых осей (табл. 3). Ветви II типа имеют оси 1-го порядка с «нормальным» характером роста (рис. 2, *Б*), большей продолжительностью жизни (табл. 2) и бóльшим количеством образуемых осей 2-го порядка (табл. 3). Ветви III типа имеют ход роста оси 1-го порядка, соответствующий

ТАБЛИЦА 3

Среднее число осей 2-го порядка в мутовке (А) и доля перевершиненных осей 1-го порядка (%, Б) у ветвей разного типа

| Показатель | Тип ветви | | | | | | Достоверность различий (0.05) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | | II | | III | | |
| | X±m | N | X±m | N | X±m | N | |
| **Сосновый Бор** | | | | | | | |
| А | 1.5±0.07 | 41 | 4.5±0.11 | 37 | 3.4±0.03 | 72 | $F_{12}+$<br>$F_{13}+$<br>$F_{23}+$ |
| Б | 23 | 41 | 13 | 37 | 89 | 72 | |
| **Р. Мста** | | | | | | | |
| А | 2.3±0.14 | 36 | 4.2±0.13 | 34 | 3.1±0.05 | 80 | $F_{12}-$; $T_{12}+$<br>$F_{13}+$<br>$F_{23}+$ |
| Б | 11 | 36 | 26 | 34 | 93 | 80 | |

всем фазам «нормального» характера роста, но со слабой выраженностью 2-й и 3-й фаз (рис. 2, *В*), несколько большее количество боковых осей (табл. 3) и самую большую продолжительность жизни для оси этого порядка (табл. 2). При этом у ветвей III типа оси 1-го порядка чаще перевершиниваются (табл. 3). Проведенное сравнение показателей продолжительности жизни осей 1-го порядка и среднего числа осей 2-го порядка в мутовке выявило достоверность их различий у ветвей разных типов. Оценка достоверности проводилась по F-критерию Фишера и T-критерию Стьюдента для уровня 0.05 (табл. 2, 3).

Число осей 2-го порядка, образующихся на оси 1-го порядка, закономерно изменяется с возрастом у ветвей каждого типа (рис. 3). У ветвей I типа оси 1-го порядка изначально имеют самое малое число осей 2-го порядка в мутовке (2 или 3) и быстро уменьшают их количество со временем (вплоть до опадения нераспустившихся боковых почек). У ветвей II типа в начале роста оси 1-го порядка происходит увеличение количества образующихся осей 2-го порядка, а затем его падение. Оси 1-го порядка ветвей III типа вначале образуют много боковых осей, а затем число последних падает. Подобная закономерность проявляется у особей из всех районов сбора материала.

Таким образом, ветви 3 основных типов, выделенные по сочетанию кривых изменения суммарных ежегодных приростов осей 1, 2 и 3-го порядков, достаточно четко различаются и по характеру роста оси 1-го порядка, продолжительности ее жизни, среднему числу образованных осей 2-го порядка, и по тенденции изменения числа осей 2-го порядка в мутовке.

Анализ распределения ветвей по высоте ствола у 40-летних деревьев показал, что в нижней части ствола расположены ветви I типа (рис. 4). Выше находятся ветви II типа. Далее они сменяются ветвями III типа. Такая последовательность расположения ветвей разных типов проявляется полностью только у 40-летних господствующих особей, произрастающих как одиночно, так и в сообществе. У одиночно растущих особей ветви I типа расположены на стволе ниже, чем у деревьев лесных сообществ (рис. 4).

У 20-летних особей из лесных сообществ все ветви можно отнести к I типу. К 20-му году жизни у господствующих деревьев этого возраста закладываются ветви, которые, по-видимому, можно отнести к промежуточным между I и II типами. Такие

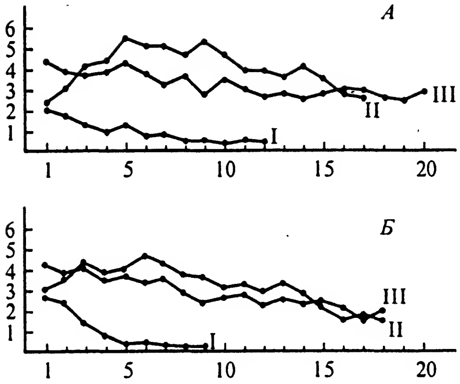


Рис. 3. Изменение числа осей 2-го порядка в мутовке в течение жизни оси 1-го порядка у ветвей разных типов.

Районы: *А* — г. Сосновый Бор, *Б* — р. Мста. I—III — типы ветвей (см. в тексте). По осям абсцисс — возраст оси 1-го порядка, лет; по осям ординат — среднее число осей 2-го порядка в мутовке, шт.

ветви по изменению суммарных приростов осей 1, 2 и 3-го порядков соответствуют ветвям II типа, а по продолжительности жизни оси 1-го порядка, особенностям роста и числу осей 2-го порядка в мутовке — ветвям I типа. У особей этого возраста, произрастающих одиночно, переход от ветвей I типа к ветвям II типа по высоте ствола наблюдается полностью (рис. 4).

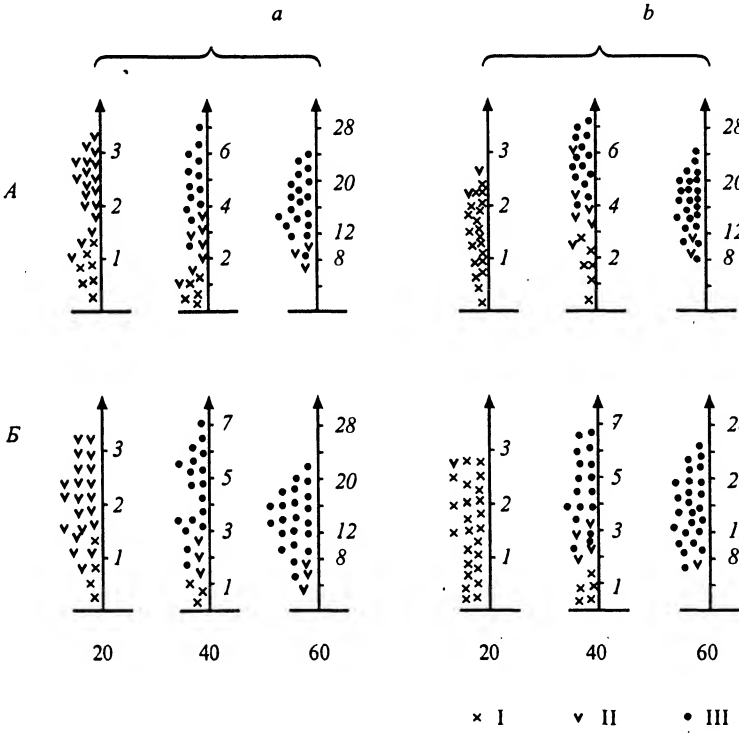


Рис. 4. Распределение ветвей разных типов по высоте ствола.

Районы: *А* — г. Сосновый Бор, *Б* — р. Мста. Условия обитания: *a* — одиночные деревья, *b* — деревья из сомкнутых насаждений. I—III — типы ветвей. Число значков слева от ствола (вертикальной линии) соответствует числу ветвей; 20, 40, 60 — возраст особей, лет; цифры справа от ствола — высота ствола, м.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение ветвей разных типов (%) у деревьев различного возраста

| Тип ветви | Возраст дерева | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 20 | | | | 40 | | | | 60 | | | |
| | Одиночно | | Ценоз | | Одиночно | | Ценоз | | Одиночно | | Ценоз | |
| | Г | У | Г | У | Г | У | Г | У | Г | У | Г | У |
| Сосновый Бор | | | | | | | | | | | | |
| I | 23 | 33 | 85 | 100 | 15 | 25 | 25 | 23 | | | | |
| II | 77 | 67 | 15 | | 38 | 17 | 25 | 15 | 17 | 8 | 15 | |
| III | | | | | 47 | 58 | 50 | 62 | 83 | 92 | 85 | 100 |
| N | 13 | 12 | 13 | 12 | 13 | 12 | 12 | 13 | 12 | 13 | 13 | 12 |
| Р. Мста | | | | | | | | | | | | |
| I | 14 | 18 | 95 | 100 | 18 | 7 | 18 | 21 | | | | |
| II | 86 | 82 | 5 | | 23 | 18 | 18 | 14 | 25 | | 8 | |
| III | | | | | 69 | 75 | 64 | 65 | 75 | 100 | 92 | 100 |
| N | 13 | 12 | 20 | 5 | 13 | 12 | 11 | 14 | 12 | 13 | 12 | 13 |

В кроне 60-летних деревьев встречаются ветви только II и III типов, которые сосредоточены в верхней части ствола. Ветви I типа отсутствуют из-за оголения ствола при его самоочищении. Среди сохранившихся ветвей также прослеживается постепенный переход от ветвей II типа к ветвям III типа (рис. 4).

Анализ соотношения ветвей разных типов в кронах деревьев разных возрастов показал, что 20-летние особи, произрастающие в лесных сообществах, имеют в кроне ветви, в основном относящиеся к I типу. Причем это характерно как для «угнетенных», так и для «господствующих» особей (табл. 4). Крона таких деревьев состоит из коротких, малоразвитых ветвей и выглядит растянутой по стволу.

У одиночно растущих особей в кроне имеются ветви I и II типов и преобладают последние (табл. 4). Крона таких деревьев, состоящая из длинных, хорошо развитых и охвоенных ветвей, имеет близкую к овальной форму. У «угнетенных» деревьев несомкнутых насаждений ветви I типа представлены в кроне несколько больше (табл. 4), поэтому их кроны сужены в нижней части. Это происходит из-за присутствия там коротких ветвей I типа.

Горизонтальные проекции крон особей имеют очень сложные формы, так как соотношение ветвей в разных секторах сильно различается, особенно у особей, растущих в сомкнутых насаждениях.

У 40-летних особей, растущих как одиночно, так и в сообществе, преобладают ветви III типа. Различия между «угнетенными» и «господствующими» деревьями заключается в большем присутствии у последних ветвей II типа (табл. 4). Особи этого возраста в сообществе имеют высоко поднятую овальную крону с небольшим количеством сохранившихся ветвей I типа внизу кроны.

У всех 60-летних особей преобладают ветви III типа (табл. 4) и крона имеет вид уплощенного снизу овала (рис. 5), так как живые ветви сохраняются на достаточно большой высоте.

Расположение ветвей разного типа по высоте ствола связано с его деятельностью как главной организующей структуры дерева. Эта деятельность хорошо иллюстрируется характером роста ствола, который может быть описан фазами «нормального» хода роста оси (Антонова, Тертерян, 1997). Сопоставление выделенных типов ветвей с фазами роста ствола у 40-летних особей дало следующую картину. Ветви I типа характерны для периода малых приростов ствола (фазы 1 и 2 «нормального» характера роста) и закладываются в начале его жизни (табл. 5). Ветви II типа

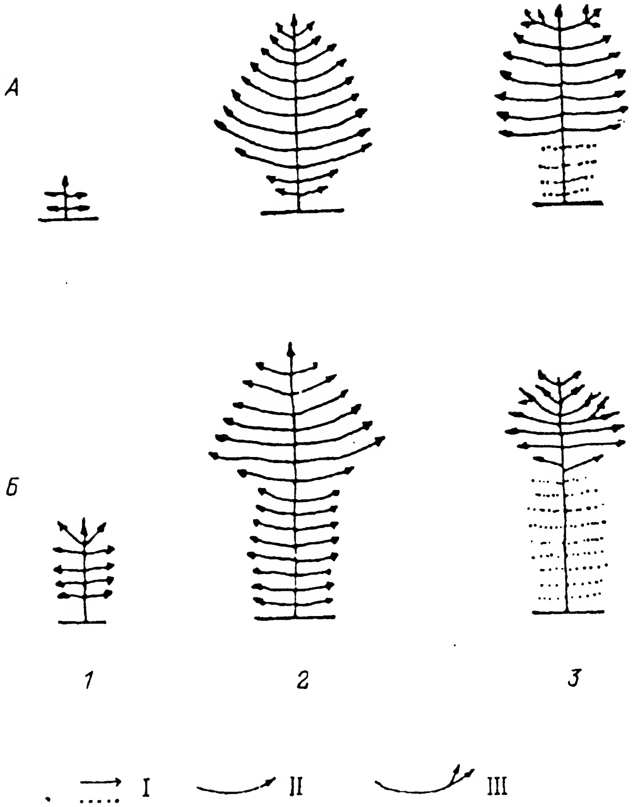


Рис. 5. Модель развития кроны у особей, растущих одиночно (*А*) и в сомкнутых лесных сообществах (*Б*).

I—III — типы ветвей. *1—3* — возраст особей: *1* — молодые (7—12 лет), *2* — 30 лет, *3* — примерно 60 лет. Сплошной линией показана живая ветвь, пунктирной — отмершая.

закладываются на стволе в фазе 3 «нормального» хода роста. В фазах 4 и 5 своего роста ствол образует ветви III типа (табл. 5).

Количество ветвей определенного типа зависит от продолжительности фаз роста ствола. Так, у одиночно произрастающих особей ветви I типа закладываются в самом начале жизни ствола и быстро сменяются ветвями II типа, тогда как у особей из лесных сообществ ветви I типа закладываются долгое время (рис. 4). Это соответствует сравнительно большей продолжительности фазы 1 «нормального» характера роста ствола в этих условиях.

Распределение ветвей определенного типа по фазам роста ствола у 20-летних особей имеет сходство с таковым 40-летних деревьев. У молодых деревьев ствол успевает полностью реализовать только первые 2 фазы «нормального» хода роста, и, возможно, поэтому на этих особях не удалось обнаружить ветви III типа. Большинство ветвей I типа, преобладающих у особей из лесных сообществ, приурочено к фазе 1 «нормального» характера роста ствола. Ветви II типа закладываются стволом в основном в фазе 3, тогда как в фазе 2 могут образовываться ветви и I, и II типов (табл. 6).

У 60-летних особей рано заложенные ветви, располагавшиеся в нижней части ствола, не сохраняются, что связано с меньшей продолжительностью жизни ветвей I и II типов и ранним самоочищением ствола. Среди оставшихся ветвей преобладают ветви III типа. Они закладываются преимущественно в фазах 4 и 5 «нормального» роста ствола. Ветви II типа у этих деревьев закладываются в фазе 3 роста ствола (табл. 7).

ТАБЛИЦА 5

Распределение у 40-летних особей *Pinus sylvestris* ветвей определенного типа (%) по фазам роста ствола, в которых они образовались

| Тип ветви | Фаза роста ствола | | | | | | | | | | N | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | | |
| | О | Ц | О | Ц | О | Ц | О | Ц | О | Ц | О | Ц |
| Сосновый Бор | | | | | | | | | | | | |
| I | 60 | 67 | 40 | 16.5 | | 16.5 | | | | | 5 | 6 |
| II | | | 29 | | 57 | 80 | 14 | 20 | | | 7 | 5 |
| III | | | | | 15 | 14 | 30 | 21 | 55 | 65 | 13 | 14 |
| Р. Мста | | | | | | | | | | | | |
| I | 67 | 60 | 33 | 40 | | | | | | | 3 | 5 |
| II | | | 25 | | 50 | 75 | 25 | 25 | | | 4 | 4 |
| III | | | | | 12 | 19 | 44 | 25 | 44 | 56 | 18 | 16 |

Примечание к табл. 5—7. Условия произрастания особей: О — одиночно, Ц — в ценозе. N — объем выборки в абсолютных величинах.

Таким образом, можно отметить, что определенные типы ветвей закладываются стволом в соответствующих фазах своего роста. При этом в фазах 1 и 2 преимущественно образуются ветви I типа, в фазе 3 — II типа, в фазах 4 и 5 — III типа.

Сравнение распределения ветвей определенного типа по фазам роста ствола у деревьев, произрастающих одиночно и в лесных сообществах, показало, что ветви II типа у первых начинают закладываться раньше, а именно в фазе 2 «нормального» хода роста, тогда как у особей из сомкнутого леса в этой фазе их нет (табл. 5, 6). Однако основная масса ветвей этого типа у особей из разных местообитаний закладывается в одной и той же фазе, а именно в фазе 3. Ветви III типа начинают появляться на стволе в фазе 3 его роста, но если у одиночно растущих особей в этой фазе их очень немного, то у деревьев из леса их доля достаточно велика (табл. 5, 6, 7).

ТАБЛИЦА 6

Распределение у 20-летних особей *Pinus sylvestris* ветвей определенного типа (%) по фазам роста ствола, в которых они образовались

| Тип ветви | Фаза роста ствола | | | | | | N | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | | 2 | | 3 | | | |
| | О | Ц | О | Ц | О | Ц | О | Ц |
| Сосновый Бор | | | | | | | | |
| I | 71 | 87 | 14.5 | 13 | 14.5 | | 7 | 23 |
| II | | | 22 | | 78 | 100 | 18 | 2 |
| Р. Мста | | | | | | | | |
| I | 75 | 75 | 25 | 17 | | 8 | 4 | 24 |
| II | | | 14 | | 86 | 100 | 21 | 1 |

Примечание. Фазы 4 и 5 роста ствола и ветви III типа у особей этого возраста не были обнаружены.

ТАБЛИЦА 7

Распределение у 60-летних особей *Pinus sylvestris* ветвей определенного типа (%) по фазам роста ствола, в которых они образовались

| Тип ветви | Фаза роста ствола | | | | | | N | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 3 | | 4 | | 5 | | | |
| | О | Ц | О | Ц | О | Ц | О | Ц |
| | Сосновый Бор | | | | | | | |
| II | 67 | 100 | 33 | | | | 3 | 2 |
| III | 9 | 22 | 18 | 30 | 73 | 48 | 22 | 23 |
| | Р. Мста | | | | | | | |
| II | 67 | 100 | 33 | | | | 3 | 1 |
| III | 19 | 25 | 23 | 37.5 | 58 | 37.5 | 22 | 24 |

**Примечание.** Фазы 1 и 2 роста ствола, а также ветви I типа не были обнаружены у особей этого возраста.

Таким образом, особи, произрастающие в сообществе, более длительное время закладывают ветви I типа и раньше начинают образовывать ветви III типа, чем одиночно растущие особи.

## Обсуждение

В литературе нет единых критериев анализа надпобеговых структур, где элементами системы выступают ветви. Многие иностранные авторы считают, что наиболее интегральным показателем подобных систем является число метамеров в данный момент времени, выраженное разностью между числом заложенных и умерших элементов (Harper, White, 1974; White, 1979; Noble et al., 1979; Harper, 1981, и др.).

На наш взгляд, природу таких структур хорошо отражает изменение в ходе развития ветви суммарного прироста за год осей одного порядка, которое является интегральным показателем многих параметров, таких как длина приростов, продолжительность жизни, характер роста отдельных осей и др. Таким образом, данный показатель по сути схож с предлагаемым зарубежными авторами, однако его преимущество заключается в том, что он связан как с количественными, так и с качественными свойствами метамеров. При этом учитывается влияние экологических факторов, но не скрываются внутренние закономерности организации системы.

Используя данный подход, все многообразие ветвей на дереве сосны можно свести к 3 основным типам, описанным выше. При этом каждому типу соответствует свой габитус ветвей, видимый невооруженным глазом. Так, ветви I типа обычно короткие, с небольшим количеством боковых осей 2-го порядка, быстро отмирают и никогда не имеют генеративных органов. Ветви II типа мощные, длинные, с хорошо развитыми и активно ветвящимися боковыми осями, создают облик, свойственный молодым одиночным деревьям. Ветви III типа долгоживущие, сильноветвистые, достигают значительных размеров и несут на себе генеративные органы. Именно они определяют габитус взрослых деревьев.

Различие между типами ветвей может быть с большой вероятностью вызвано разницей в выполняемых ими функциях. Так, ветви I типа недолговечны и имеют небольшие размеры. Это позволяет говорить об их неспособности захватывать и удерживать пространство, которое является основой для выживания особи в условиях совместного роста. Если учесть, что ветви этого типа закладываются в фазах 1 и 2 «нормального» роста ствола, когда конкуренция между деревьями очень сильна, то можно предположить, что в этот период особи важно вынести наверх свой фотосинтетический аппарат, а не развивать структуры в среде с недостаточным освещением. Поэтому ветви I типа изначально неспособны выполнять функцию захвата пространства, так как главная их задача — обеспечение роста ствола. Необходимо подчеркнуть, что исследованные особи одновременно проходили стадии развития, так как рассматриваются одновозрастные посадки. Это позволяет считать, что влияние светового потока на все особи было сходным.

Ветви II типа имеют энергичный рост всех осей и более длительную продолжительность жизни оси 1-го порядка. В результате они быстро достигают больших размеров и хорошо заполняют пространство внутри кроны благодаря сильному развитию осей 2-го и 3-го порядков. При этом с заложением ветвей этого типа происходит переход к семенному размножению и активному накоплению биологической массы. Учитывая, что эти ветви образуются в фазе 3 роста ствола (когда приросты максимальны), можно предполагать, что они могут очень хорошо выполнять функцию захвата пространства. Это позволяет особи, создавая большую массу органического вещества, закрепиться в пространстве сообщества.

Ветви I типа закладываются в начале жизни и у одиночно произрастающих особей, где конкуренция между кронами соседей за пространство отсутствует. Это может говорить о том, что закономерное заложение ветвей определенного типа является проявлением онтогенетических процессов, сформированных на фоне борьбы за свет.

Ветви III типа за счет своего долгого роста и обильного ветвления могут выполнять функцию заполнения пространства, его удержания и размножения особи.

Таким образом, можно предположить, что выделенные в работе типы ветвей являются результатом приспособления к основным их функциям: захвата, удержания пространства и размножения.

Последовательность заложения ветвей каждого типа на стволе может хорошо объяснить и возрастные изменения формы кроны сосны. Так, в период заложения ветвей I типа крона должна быть узкой и «растянутой» по стволу, что и наблюдается у молодых особей в сообществе, растущих в загущении. По мере перехода к заложению ветвей II типа крона расширяется в верхней своей части, так как даже первые ветви этого типа достигают больших размеров. Такая крона наблюдается у взрослых «господствующих» особей в несомкнутых и сомкнутых насаждениях. Различия между кронами особей можно достаточно просто объяснить быстротой смен ветвей I типа ветвями II типа, наблюдающейся у одиночно растущих деревьев. При переходе к ветвям III типа крона приобретает форму сплюснутого купола, что и наблюдается у 60-летних особей (рис. 5). В дальнейшем крона становится еще более плоской.

При этом не следует умалять значение факторов, играющих важную роль в формировании кроны, а именно угла отхождения оси 1-го порядка от ствола и специализацию побегов. Значение этих признаков хорошо освещено в литературе (Гальперин, 1949; Правдин, 1964; Минина, Муратов, 1974; Минина, Третьякова, 1983, и др.).

Структура кроны сосны определяется также условиями произрастания, в которых находится конкретное дерево. Ветви II типа у одиночно произрастающих особей образуются на стволе раньше, чем у растений, произрастающих в лесу. Так, у 40-летних особей, растущих одиночно, ветви II типа начинают закладываться уже в фазе 2 роста ствола, тогда как у деревьев из леса — только в фазе 3 (табл. 5). У деревьев лесных сообществ ветви II типа четче приурочены к фазе 3 роста ствола. Так, у 20-летних и 60-летних особей все ветви II типа образованы в этой фазе (табл. 6, 7), у 40-летних — 75 % ветвей II типа (табл. 5).

Таким образом, форма кроны сосны в первую очередь определяется тем, какие ветви присутствуют и образуются в данный момент стволом, и зависит от продолжительности периода заложения ветвей того или иного типа, а также от возраста особи.

Сходная последовательность расположения ветвей определенного типа на стволе для одиночно произрастающих особей и деревьев из сомкнутых лесных сообществ, приуроченность заложения ветвей определенного типа к фазам роста ствола позволяют утверждать, что выделенные типы ветвей являются генетически предопределенными, а последовательность их заложения — это проявление онтогенеза. Это согласуется с работами G. Baskerville (1956) и I. Ovington (1957), которые показали изменения веса ветвей в зависимости от возраста ствола и постоянство биомассы кроны сосны на определенных стадиях развития дерева.

Смена типов ветвей в ходе жизни сосны носит приспособительный характер и подтверждает мнение Л. М. Шафрановой (1980) о том, что растение, как неподвижная система, может адаптироваться к среде лишь за счет морфологических преобразований структурных метамеров. Так как онтогенез является результатом исторического опыта выживания вида (Шмальгаузен, 1940; Тахтаджян 1954; Серебряков, 1962; Хохряков, 1981), то приспособленность типов ветвей сосны к выполнению функций, важных для выживания в соответствующих периодах жизни, свидетельствует в пользу того, что порядок заложения стволом ветвей определенного типа является проявлением исторически обусловленной программы развития особи. Такая смена ветвей в ходе развития особи сосны сформировалась, по-видимому, в условиях менее светлого леса, чем современные сосновые леса. В пользу этого предположения свидетельствует стремление сосны на первых этапах жизни максимально развивать ствол в высоту, т. е. перерастать неблагоприятную по световым условиям зону за счет развития коротко живущих ветвей (ветвей I типа). При формировании типа развития сосны в условиях более светлого леса, чем современные, наличие фазы образования ветвей I типа трудно объяснимо.

## Заключение

В кроне сосны обыкновенной можно выделить как минимум 4 соподчиненных уровня организации, а именно систему ауксибластного побега, систему оси, систему осей разных порядков (ветви) и систему единой кроны (модели растения в целом).

У сосен исследованных возрастов описано 3 типа ветвей, различающихся по количественному и качественному росту осей 1, 2 и 3-го порядков, продолжительности жизни оси 1-го порядка и другим параметрам. Определенный тип ветвей закладывается стволом в соответствующих фазах своего развития. Вследствие этого ветви каждого типа распределяются по высоте ствола в строго определенной последовательности, сходной для всех изученных деревьев. Результатом осуществления этих процессов в кроне сосны является изменение с возрастом соотношения ветвей определенных типов.

Данные типы ветвей выделяются у особей всех исследованных участков. Отличия индивидуумов из разных географических пунктов заключаются в разной высоте, на которой находится основная масса ветвей того или иного типа. Эти различия определяются разной продолжительностью соответствующих фаз роста ствола сосны в разных экологических условиях.

Сравнение процессов формирования крон у деревьев двух исследованных районов показало их принципиальное сходство. Механизмами, способствующими высокой экологической пластичности сосны, являются закономерное развитие ветвей определенного типа и способность изменения длительности фаз их заложения на стволе в ходе онтогенеза.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агроклиматические* ресурсы Ленинградской области. Л., 1971. 120 с.

*Агроклиматические* ресурсы Новгородской области. Л., 1972. 128 с.

*Агроклиматический* справочник по Ленинградской области. Л., 1959. 176 с.

*Агроклиматический* справочник по Новгородской области. Л., 1960. 152 с.

*Антонова И. С., Тертерян Р. А.* Развитие скелетной ветви *Pinus sylvestris* L. в различных экологических условиях // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18—19.

*Антонова И. С., Тертерян Р. А.* Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 39—53.

*Аристовская Т. В.* Микробиология процессов почвообразования. Л., 1980. 176 с.

*Буланая М. В.* Архитектурные модели и жизненные формы черемухи обыкновенной // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 25—30.

*Волкова Л. В.* Особенности онтогенеза гирчовника татарского и его позиции в черневых лесах Салаира // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 81—83.

*Гагарина Э. И., Матинян Н. Н., Счастная Л. С., Касаткина Г. А.* Почвы и почвенные условия северо-запада России. СПб., 1995. 236 с.

*Гальперин Г. Д.* О лесной сосне в СССР // Природа. 1949. № 5. С. 51—56.

*Гатцук Л. Е.* Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. № 1. С. 37—53.

*Гатцук Л. Е.* Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на микроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18—20.

*Гатцук Л. Е., Шафранова Л. М.* Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Там же. 1994. С. 6—8.

*Грудзинская И. А.* О периодичности развития (побегообразование у дуба) // Итоги и перспективы развития растений. М., 1959. С. 82—102.

*Грудзинская И. А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968—978.

*Жукова Л. А., Шестакова Э. В.* Поливариантность развития *Plantago major* L. в искусственных условиях // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 92—95.

*Игнатов М. С., Афонина О. М.* Список мхов бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1—2. С. 1—85.

*Истомина И. И.* Жизненные формы древесных растений в условиях угнетения // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 17—20.

*Ковинева О. В.* Жизненная форма и онтогенез чертополоха курчавого // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 97—100.

*Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

*Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С. 409—421.

*Минина Е. Г., Муратов Ю. М.* Геотропические движения как первичный фактор формирования кроны у лесных пород // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 133—151.

*Минина Е. Г., Третьякова И. Н.* Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 189 с.

*Недосеко О. И.* Типы побегов и побеговых систем у некоторых видов рода *Salix* L. // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 35—37.

*Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Кладониевые—Акароспоровые. Л., 1978. 305 с.

*Правдин Л. Ф.* Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. 191 с.

*Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

*Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

*Хохряков А. П.* Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

*Хохряков А. П., Мазуренко М. Т.* Эволюция типов побегов у жимолостных // Бюл. ГБС. 1968. Вып. 70. С. 64—69.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

*Чистякова А. А.* Архитектоника и жизненные формы лиственных деревьев умеренной зоны // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 20—25.

*Шафранова Л. М.* О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 437—448.

*Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., 1940. 231 с.

*Шулькина Т. В.* Параллелизм в строении архитектурных моделей травянистых и древесных растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 163—169.

*Baskerville G. L.* Dry matter production in immatule balsam fir stands. New York, 1956. 134 p. (Forest Science Monographs. Vol. 9).

*Edelin C.* L'architecture monopodiale. L'example de quelques arbres d'Asie tropicale // Thesis, Universite des Science et techniques du Languedo. Montpellier, 1984. P. 135—139.

*Halle F.* The concept of architectural models in vascular plants // XII Междунар. бот. конгр.: Тез. докл. Л., 1975. Т. 1. С. 216.

*Halle F.* Modular growth in seed plants // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. 313. P. 77—87.

*Hale F., Oldeman R. A. A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 156 p.

*Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlison P. B.* Tropical trees and plants: an architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.

*Harper J. L.* The concept of population in modular organisms // Theoretical ecology: principles and applications. Oxford, 1981. P. 53—77.

*Harper J. L., White J.* The demography of plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1974. Vol. 5. P. 419—463.

*Noble J. C., Bell A. D., Harper J. L.* The population biology of plants with clonal growth. The morphology and structural demography of *Carex arenaria* // J. Ecol. 1979. N 67. P. 983—1008.

*Ovington I. D.* Dry matter production by *Pinus sylvestris* L. // Ann. Bot. Lond. N. S. 1957. Vol. 21. P. 287—314.

*White J.* The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 105—145.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 8 IV 1998

## SUMMARY

The developmental pattern of *Pinus sylvestris* L. tree as a multi-level system is considered. The pine trees were examined as a complex shoot system. The branches are the result of the growth and development of the first lateral axes. Three types of branches differing in quantitative and quanlitative development of the first, second and third order of axes were discovered in the pine crown. Each branch type is formed at a certain growth phase of a trunk. This leads to the changes in structure and form of the crown of the tree with age.

---

УДК 58 : 579

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

### © Т. А. Остроумова

# ИНТЕРНЕТ И БОТАНИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ

### T. A. OSTROUMOVA. INTERNET AND BOTANICAL COLLECTIONS

Приведен обзор содержащихся в Интернет каталогов ботанических коллекций, сделанный на основе просмотра более 300 сайтов гербариев и ботанических садов мира: перечни типовых гербарных образцов, каталоги гербарных и живых коллекций, списки семян для обмена.

Ключевые слова: ботанические коллекции, каталоги, Интернет.

Интернет, он же Всемирная Паутина (World Wide Web — WWW), содержит в себе безбрежное море всевозможной информации, доступной всем желающим, и все шире входит в жизнь людей.

Многие ботанические учреждения помещают в Интернет свои страницы. Их адреса теряются среди миллионов других страниц, поиск занимает много времени и не всегда венчается успехом, несмотря на наличие мощных поисковых систем. К счастью, хороший справочник по ботаническим WWW адресам создан в музее естественной истории в Хельсинки [http://www.helsinki.fi/kmus/botmenu.html].[1]

Лучше всего компьютеризованы учреждения США: из просмотренных мною 186 сайтов гербариев и ботанических музеев и 151 сайта ботанических садов 45 % принадлежат находящимся в США. Даже зная адреса, найти в Интернет информацию, полезную для специалиста-ботаника, довольно трудно. Создатели Web-страниц считают делом чести привлечь на свои сайты как можно больше публики, придумывают всевозможные украшения и трюки, часто ставят счетчики посетителей, но не всегда заботятся о строго научной информации. На страницах ботанического сада вам сообщают, сколько стоит билет, есть ли на территории сада рестораны и магазины, предлагают посмотреть красивые фотографии, но какие виды растений есть в коллекции, можно узнать лишь в одном саду из десяти. Конечно, составление каталогов — дело очень трудоемкое, надо выразить благодарность всем специалистам, опубликовавшим в Интернет столь нужную для ботаников информацию.

---

[1] Адреса в Интернет приводятся в квадратных скобках, которые в состав адреса не входят.

Я предприняла попытку составить перечень ботанических учреждений, опубликовавших в Интернет свои каталоги.

Современная систематика невозможна без изучения типового материала. Место хранения типов зачастую неизвестно, на поиски тратится много времени. В последние годы систематики получили подарок: каталоги типовых образцов сосудистых растений представлены в Интернет, насколько мне известно, 23 гербариями. Один из лучших по содержанию, оформлению (красиво и ничего лишнего) и удобству — сайт Стокгольмского гербария (S). Более 30 000 фотографий типов из гербариев Нидерландов — Амстердама (AMD), Лейдена (L), Утрехта (U), Вагенингена (WAG) — находятся в базе данных «Type Specimens of the Dutch Herbaria» [http://rhb432.LeidenUniv.nl]; фотографии всех листов гербария К. Линнея, хранящихся в Стокгольме (S), — по адресу [http://linnaeus.nrm.se/botany/fbo/welcome.html.en]; фотографии североамериканских коллекций John Clayton 1706—1708 гг, имеющих большое историческое значение, опубликовал Британский музей Лондона (BM) [http://www.nhm.ac.uk/botany]; фотографии своих типов представил гербарий Коста-Рики (INB) [http://www.inbio.ac.cr/tipos/herbario/tipos.html]. Другие гербарии знакомят пользователей Интернет с этикетками типовых экземпляров: гербарии Копенгагена (C), Стокгольма (S), Нью-Йорка (NY), Смитсоновского института в Вашингтоне (US), Оттавы (DAO), Техаса (TEX, LL), Гонолулу (BISH), Гарвардского университета (GH), Иллинойса (ILLS), университета штата Вашингтон (WS), два гербария Калифорнийских университетов (OSC и DAV), Флориды (FLAS), Миннесоты (ABSL), Московского университета (MW). Гербарий университета штата Нью-Мексико (UNM) представил только список таксонов, типы которых имеются в его коллекции. К сожалению, такие крупные гербарии, как гербарии Кью (K), Эдинбурга (E), Парижа (P), Арнольд-арборетума (A) не создали каталогов типовых коллекций, а гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) даже не имеет своей страницы в Интернет.

Около 20 гербариев опубликовали в Интернет списки гербарных коллекций разной степени подробности (от простого списка видов до полных гербарных этикеток, карт распространения, описания таксонов) и разного количества листов. Гербарий Западной Австралии (PERTH) [http://www.calm.wa.gov.au/science/florabase.html] выпустил полный каталог гербарных образцов, причем список видов и фотографии растений, сделанные в природе, предоставляются зрителям бесплатно, а гербарные этикетки и описания таксонов в формате DELTA — за деньги; с данными по редким видам можно ознакомиться только при специальном разрешении ведомства по окружащей среде штата. Гербарий Стокгольма (S) опубликовал список некоторых голосеменных из своих коллекций, Британский музей (BM) — орхидных, гербарий Гамбурга (HBG) — крестоцветных. Гербарий Парижа (P) пока смог поместить в общедоступную базу данных этикетки 70 тысяч образцов, всего там хранится 8 миллионов листов. Известны тематические базы данных: гербарий Британского антарктического ведомства в Кембридже (AAS) поместил в базу данных по антарктическим видам растений свои данные и сведения из более чем 50 гербариев мира; в Беркли (UC), США, осуществляется проект SMASCH [http://ucjeps.berkeley.edu/smasch_dist]: собраны данные о местонахождениях растений в штате Калифорния из многих гербариев США. Также опубликовали в Интернет более или менее полные каталоги своих коллекций гербарии Тайваня (HAST), штата Новая Англия в Австралии (NE), провинции Онтарио (QK) и университета Реджины (USAS) в Канаде, некоторые гербарии Калифорнийских университетов (SHTC и SFSU), штатов Колорадо (CS), Иллинойс (ILLS), Коннектикут (CCNL), Северная Дакота (NPWRC), Техас (ETST). Очень богатую информацию представил Ботанический сад Миссури (МО) [http://www.mobot.org/welcome.html], он поддерживает в Интернет несколько баз данных: таксономическая база TROPICOS, электронные версии флоры Северной Америки и нескольких флор Центральной и Южной Америки. В некоторых флорах цитируются гербарные образцы, но это скорее флористические базы данных, а не каталоги гербарных коллекций, и мы не будем подробно на них останавливаться.

Ряд ботанических садов опубликовал списки выращиваемых видов и сортов. Это Национальный ботанический сад Бельгии [http://www/BR.fgov.be]; Таллиннский ботанический сад [http://www.tbg.ee]; арборетум Аделиады (Австралия) [http://www.chariot.net.au/~vo/cca.html], где собрано много видов эвкалиптов; арборетумы городов Фрайбург (Германия) [http://www.biologie.uni-ulm.de/extern/guenter-stal], Ньюарк, Линкольн, Чаттануга (США) и др. Приходится учитывать специфику пользователей Интернет. Например, Национальный ботанический сад Бельгии для тех читателей, которые видят в Интернет только большой магазин, несколько раз подчеркивает, что растения из представленного списка не продаются.

Можно найти в Интернет и списки семян, предназначенных для обмена («делектусы»). Много таких каталогов опубликовали ботанические сады Германии, например Геттингенский [http://www/gwdg.de/~rcallau/fbg.htm], Берлинский [http://bgbm3.bgbm.fu-berlin.de], Боннский http://www. botanik.uni-bonn.de/botgart/home.htm, Кильский [http://www.rz. uni-kiel.de: 8080/Botanik] и др. Доступны «делектусы» ботанического сада Бордо (Франция) [http://www.mairie-bordeaux.fr/fr/cbotaniq.htm], Хельсинки [http://www.helsinki.fi/ml/botgard], Граца (Австрия) [http://www.fkunigraz.ec.at/botwww/botgard.html], Копенгагена [http://www.botanic-garden.ku.dk], Таллинна. Обычно ботанический сад предлагает переслать список семян по частям, например по семействам; такая технология очень хороша для Интернет. Другие, например Ботанический сад Таллинна, отправляют каталог целиком — более 300 килобайт. Файлы более 100 килобайт неудобны для пересылки — процесс занимает несколько минут, и небольшой сбой в сети сводит на нет ваши усилия и затраченные деньги.

Некоторые ботанические сады публикуют большие списки семян для продажи: сад г. Виктория (Канада), сад Коста-Рики.

В Интернет имеется еще немало полезных справочников и баз данных, пользоваться которыми часто бывает легче, чем печатными изданиями (особенно если книга лежит в отдаленной библиотеке), так что доступ во Всемирную Паутину необходимо иметь в каждом ботаническом учреждении.

Я составила перечни гербариев, опубликовавших в Интернет списки своих образцов, каталоги типовых экземпляров, а также перечень ботанических садов, представивших в Интернет каталоги своих живых коллекций и семян. Список помещен на сервер МГУ по адресу [http://www.botanik.cs.msu.su] и будет периодически обновляться.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
E-mail: ostroum@2.botgard.bio.msu.ru
http://www.botanik.cs.msu.su/COLLECTION/catal_ru.htm

Получено 1 IX 1999

## SUMMARY

The catalogues of botanical collections available in the Internet were reviewed based on the survey of more than 300 sites of herbaria and botanical gardens all over the world.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998 (-925.2)

© Р. В. Камелин, О. В. Чернева

## НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

R. V. KAMELIN, O. V. TSCHERNEVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *JURINEA* (*ASTERACEAE*) FROM MIDDLE ASIA

Приведены описания двух новых видов рода *Jurinea* из Средней Азии.

Ключевые слова: новый вид, *Jurinea*.

**Jurinea kyzylkyrensis R. Kam. et Tschern. sp. nov.** — Planta perennis, 17—25 cm alta, caespitosa. Caudices ramosi, ramis abbreviatis residuis petiolorum foliorum radicalium basi dilatatorum et sibi invicem incumbentium membranaceis dense tecti. Caules numerosi, dimidio inferiore ramosissimi, ramis elongatis, oblique adscendentibus, monocephalis, virides, sulcati appresse arachnoidei, dense foliosi. Folia radicalia rosulantia et caulina infima elongato-linearia, breviter petiolata, petiolis coriaceis dilatatis, caulina sessilia, basi dilatata cauli adnata, ad caulem ala angusta subdecurrentia, linearia, integra, integerrima, margine revoluta, viridia, supra tenuiter arachnoidea, sparse glandulosa, subtus cinereo-arachnoidea, ad apices ramorum caulisque manifeste deminuta. Calathidia solitaria; involucri cupuliformis, basi rotundati 8—10 mm longi, 4—8 mm in diam., phylla quadriseriata, appressa, ovata, breviter paleaceo-acuminata, acheniis maturis patula, interiora lanceolata, omnia supra tenuiter arachnoidea, margine ciliolata. Corollae ignotae. Pappi setae albae, dense et breviter plumosae, 7—10 mm longae. Achenia 4 mm longa, tetragona, ad costas et latera sculpturata, sculptura e tuberculis et denticulis cartilagineis albidis formata, coronula breviter denticulata terminata.

Typus: Prov. Narynensis, distr. Ak-Talin, systema fl. Naryn, locus Kyzyl-Kyr dictus, in argillas rubras, 12 VIII 1979, Botschantzev, Aydarova, Sudnizina (LE).

Affinitas. Species ex affinitate *J. tianschanica* Regel et Schmalh., a qua calathidiis minoribus, 8—10 (nec 12—15) mm longis, 4—8 (nec 8—10) mm in diam. et pappi setis albis (nec fumagineis) bene differt.

Многолетнее растение, 17—25 см выс., образует дернину. Каудексы ветвистые, ветви их укорочены, густо покрыты пленчатыми остатками расширенных у основания и налегающих друг на друга черешков прикорневых листьев. Стебли многочисленные, обильно ветвистые в нижней половине стебля с ветвями, удлиненными, косо вверх направленными, одноголовчатыми, зеленые, бороздчатые, прижато паутинистые, густо облиственные. Листья прикорневой розетки и самые нижние стеблевые удлиненно линейные, короткочерешковые, с расширенными кожистыми черешками; стеблевые — сидячие, у основания расширенные и расширенной частью приросшие к стеблю, слегка низбегающие узким крылом на стебель, линейные, цельные, цельнокрайные, с завернутым вниз краем, зеленые, сверху тонкопаутинистые, с рассеянными железками, снизу серопаутинистые, к верхушкам ветвей и стебля заметно уменьшающиеся. Корзинки одиночные, обертка чашевидная, у основания округлая, 8—10 мм дл. и 4—8 мм в диам. Листочки обертки в 4 рядах, прижатые, яйцевидные, коротко пленчато-заостренные, при созревании семянок слегка отклоненные, внутренние ланцетные, все сверху тонкопаутинистые, по краю мелкореснитчатые. Венчики не известны. Щетинки хохолка белые, густо и коротко перистые, 7—10 мм дл. Семянки 4 мм дл., четырехгранные, по ребрам и граням со скульптурой, состоящей из бугорков и хрящеватых белесых зубчиков, наверху с короткозубчатой коронкой.

Тип: Нарынская обл., Ак-Талинский р-н, бассейн р. Нарын, урочище Кызыл-Кыр, красные глины. 12 VIII 1979, Бочанцев, Айдарова, Судницына (LE).

Родство. Вид из родства *J. tianschanica* Regel et Schmalh., от которого хорошо отличается более мелкими, 8—10 (а не 12—15) мм дл. и 4—8 (а не 8—10) мм в диам., корзинками и белыми (а не дымчатыми) щетинками хохолка.

**Jurinea narynensis R. Kam. et Tschern. sp. nov.** — Suffruticulus 25—40 cm altus. Caudex lignosus ramosissimus, ramis elongatis tenuibus, in nodis et axillis foliorum vetustorum pulvinulis tomentosis praeditis, apice incrassati, caules vegetativi dense foliosi et generativi subsimplices medio modice foliati emittentes. Caules sparse glandulosi, arachnoidei. Folia caulina sessilia, anguste lanceolata, basi dilatata cauli adnata, nervo centrali basi subincrassato et in costam caulis angustam continuato, supra dense glandulosa, glandulis immersis, arachnoidea, subtus tenuiter cinereo-tomentosa, integerrima, margine revoluto, ad caulis apicem valde deminuta. Calathidia solitaria, involucri poculiformis basi subcuneiformis apice subcontractis 12—13 mm longi et 5—7 (8) mm in diam., phylla multiseriata (6—7 seriata), arcte appressa, viridiuscula, paleacea, dorso appresse tenuiter arachnoidea, margine ciliolata, externa et media lanceolata, breviter acutata, interna oblongo-lanceolata, sensim longe acuminata. Corollae omnes erectae, subsyringeo-albae, 17—18 mm longae, tubo 7—10 mm longo, limbi laciniis 4—5 mm longis. Pappi setae 5—7 mm longae, albae, dense scabrae. Achenia 5—7 mm longa, tetragona, fusca, ad costas et inferne albida, glabra, levia, longitudinaliter striata, apice coronula breviter denticulata terminata.

Typus: In vicinitate boreali opp. Taschkumyr, decliva gypsacea ad septentrionem exposita, 15 VI 1992, Lazkov, Omuralieva (LE).

Affinitas. Species ex affinitate *Jurinea suffruticosa* Regel, a qua involucris poculiformibus (nec cupuliformibus) minoribus, 12—13 (nec 14—18) mm longis et 5—7 (8) (nec 10—15) mm in diam. necnon pappi setis brevioribus 5—7 (nec 7—10) mm longis bene differt.

Полукустарничек, 25—40 см выс. Одревесневший каудекс обильно ветвистый, ветви его удлиненные, тонкие, в узлах и пазухах старых листьев с войлочными подушечками, на верхушке утолщенные, с многочисленными вегетативными, густо облиственными, и генеративными, почти не ветвистыми, умеренно облиственными в средней части стеблями. Стебли рассеянно-железистые, паутинистые. Листья стеблевые сидячие, узколанцетные, у основания расширенные и расширенным основанием приросшие к стеблю, центральная жилка листа у основания пластинки слегка утолщенная и продолжена в узкое ребро стебля; сверху — густо железистые, с железками, погруженными в ямки, паутинистые, снизу тонко серовойлочные, цельнокрайные, с завернутым вниз краем, к верхушке стебля сильно уменьшенные. Корзинки одиночные, обертки бокальчатые, у основания слегка клиновидные, вверху слегка стянутые, 12—13 мм дл. и 5—7 (8) мм в диам. Листочки обертки многорядные (в 6—7 рядах), плотно прижатые, зеленоватые, пленчатые, по спинке прижато тонкопаутинистые, по краю мелкореснитчатые, наружные и средние ланцетные, коротко заостренные, внутренние продолговато-ланцетные, постепенно длинно заостренные. Венчики все вверх торчащие, сиреневато-белые, 17—18 мм дл., трубка венчика 7—10 мм дл., доли отгиба 4—5 мм дл. Щетинки хохолка 5—7 мм дл., белые, густо шероховатые. Семянки 5—7 мм дл., четырехгранные, бурые, по ребрам и в нижней части белесые, голые, гладкие, продольно-штриховатые, на верхушке с короткозубчатой коронкой.

Тип: Северные окрестности г. Ташкумыр, пестроцветные склоны северной экспозиции, 15 VI 1992, Лазьков, Омуралиева (LE).

Родство. Вид из родства *J. suffruticosa* Regel, от которого хорошо отличается бокаловидными (а не чашевидными), более мелкими, 12—13 (а не 14—18) мм дл. и

5—7 (8) (а не 10—15) мм в диам., корзинками и более короткими, 5—7 (а не 7—10) мм дл., щетинками хохолка.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 97-04-49832).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1999

---

УДК 582.982(-924.72/.76)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

### © Н. Н. Имханицкая

# СЕМЕЙСТВО *CUCURBITACEAE* ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

## N. N. IMKHANITSKAYA. THE FAMILY *CUCURBITACEAE* IN THE CAUCASIAN FLORA

Приведен конспект дикорастущих и натурализовавшихся на Кавказе культивируемых и заносных видов сем. *Cucurbitaceae* с указанием основных синонимов, типов и географического распространения, дан ключ для их определения. Уточнен лектотип *Bryonia aspera* (Jeffrey, 1969). *Cucumis myriocarpus* subsp. *myriocarpus* впервые отмечен для адвентивной флоры Кавказа.

Ключевые слова: *Cucurbitaceae*, конспект видов, Кавказ.

В настоящей работе представлен конспект таксонов сем. *Cucurbitaceae* Juss. флоры Кавказа, включающий в себя наряду с дикорастущими видами (*Bryonia aspera*, *Ecballium elaterium*) также натурализовавшиеся на Кавказе культивируемые и заносные рудеральные виды, подвиды и разновидности тыквенных, принадлежащие к 9 родам подсем. *Cucurbitoideae* Endl. Таксоны расположены по системе, принятой монографом этого семейства C. Jeffrey (1990). Указания на распространение и типы даны по материалам гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург, LE), Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии (Тбилиси, TBI) и Государственного музея Грузии им. С. Н. Данашиа (Тбилиси, TGM), а также литературным источникам. Для каждого таксона приведены основные синонимы, тип и ареал, при этом распространение на территории Кавказа дается в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

## КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ И ВИДОВ СЕМ. *CUCURBITACEAE*

1. Стебель простертый, без усиков. Плод колючещетинистый, продолговато-эллипсоидальный, 3—5(6) см дл. и 1.5—2.5 см шир., повислый, при созревании отделяющийся от прямостоячей плодоножки и с силой выбрасывающий слизь и многочисленные семена . . 8. *Ecballium* (*E. elaterium*).
+ Стебли вьющиеся или стелющиеся, с усиками. Плоды иного типа . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
2. Черешки на верхушке с парой боковых железок. Лепестки свободные, не сросшиеся . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. *Lagenaria* (*L. siceraria*).
+ Черешки без таких железок . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
3. Лепестки сросшиеся более чем на половину своей длины. Венчик колокольчатый, 7—10 см шир., с 5 короткими округленными лопастями. Пыльники сросшиеся в продолговатую головку . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9. *Cucurbita* (*C. maxima*).
+ Лепестки свободные или сросшиеся только в основании. Тычинки свободные или тычиночные нити, сросшиеся в центральную колонку . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4.
4. Лепестки бахромчатые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. *Trichosanthes* (*T. kirilowii*).
+ Лепестки цельные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5.
5. Плоды сочные, невскрывающиеся . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6.

+ Плоды сухие, при созревании вскрывающиеся или невскрывающиеся. Растения однолетние, однодомные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9.

6. Плод ягодообразный. Растения многолетние с однолетними побегами, двудомные (редко однодомные). Усики простые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7.

+ Плод тыквина (толстостенная ягода с затвердевшим перикарпом). Растения однолетние, реже многолетние, однодомные. Усики простые или раздельные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8.

7. Листья цельные, широкояйцевидно-сердцевидные, острые или коротко-остроконечные на верхушке. Плод продолговато-яйцевидный или эллипсоидальный, 4—5 см дл. и 2.5 см шир., темно-красный, продольно-бороздчатый; семена многочисленные, без каймы по краю. Мужские цветки в кистях, редко одиночные, с вентральной чешуей в основании одного из лепестков; женские — одиночные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. *Thladiantha* (*T. dubia*).

+ Листья пальчато-5—7-лопастные или глубоко рассеченные. Плод шаровидный, 0.8 см в диам., черный (незрелый плод обычно красный, реже зеленый), гладкий; семян 4—6, по краю с узкой каймой. Мужские и женские цветки в кистях или щитковидных соцветиях; чешуя в мужском цветке отсутствует. Рыльце крупное, выступающее, шероховатое (с крупными сосочками) . . . . . . . . . . . . 7. *Bryonia* (*B. aspera*).

8 (6). Усики простые. Листья цельные, пальчато-3—7-лопастные или раздельные, лопасти или доли зубчатые или с небольшими лопастями. Мужские цветки в 2—8-цветковых пазушных пучках, женские — одиночные. Связник пыльника продолжен выше гнезд. Основание столбика окружено кольцевидным диском. Плоды гладкие, мягкощетинистые или бугорчатые . . . . . . . . . 1. *Cucumis*.

+ Усики 2—3-раздельные (иногда простые). Листья перисто-3—7-лопастные или раздельные; доли перисторассеченные. Мужские и женские цветки одиночные. Связник пыльника не продолжен выше гнезд. Женский цветок без кольцевидного диска, окружающего основание столбика. Плоды гладкие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6. *Citrullus*.

9 (5). Тычинки свободные. Плод почти булавовидный, с 10 продольными острыми ребрами, до 30 см дл., при созревании сухой и волокнистый, открывающийся на верхушке крышечкой, многосемянный. Усики 2—3-раздельные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. *Luffa* (*L. acutangula*).

+ Тычинки между собой сросшиеся в центральную головчатую колонку (синандрий). Плоды более мелкие, колючие, одно- или малосемянные. Усики 3—5-раздельные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 10.

10. Плоды одиночные, широкояйцевидные или эллипсоидальные, 4—6 см дл. и 3—4 см шир., свисающие, с сетчато-волокнистой мякотью, снаружи шиповато-щетинистые, при созревании на верхушке неправильно разрывающиеся; семян 4—6. Мужские цветки в многоцветковых метелках, женские — одиночные. Венчик с 6 ланцетовидно-линейными лопастями. Завязь 2—3-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Листья пальчато-3—5(7)-лопастные; черешки длинные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 10. *Echinocystis* (*E. lobata*).

+ Плоды головчато собранные, продолговато-яйцевидные, на верхушке заостренные, 1.2—1.5 см дл. и 0.7—0.8 см шир., кожистые, железисто опушенные и усаженные шероховатыми щетинками, невскрывающиеся, односемянные. Мужские цветки в кистях на длинном цветоносе, женские — по 3—15 головчато собранные. Венчик с 5 широкотреугольными лопастями. Завязь одногнездная, с 1 семязачатком. Листья 3—5-угловатые или неглубоко пальчато-лопастные; черешки короткие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 11. *Sicyos* (*S. angulatus*).

## Fam. *Cucurbitaceae* Juss.

## Subfam. *Cucurbitoideae* Endl.

## Tribus 1. *Melothrieae* Endl.

## Subtribus 1. *Cucumerinae* Pax

### 1. *Cucumis* L.

1753, Sp. Pl.: 1011; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 442.

Subgen. 1. *Melo* (Mill.) C. Jeffrey, 1980, Bot. Journ. Linn. Soc. 81, 3: 238. — *Melo* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg., ed. 4.

1. *C. melo* L. 1753, Sp. Pl.: 1011, s. l.

Описан по культивируемым экземплярам неизвестного происхождения. Лектотип (Jeffrey, 1980b: 793): «*Cucumis* foliorum angulis rotundatis, pomis torulosis L., Hort. Cliff.: 451 (1738)».

1a. *C. melo* L. subsp. *melo*: Greb. 1959, in Mansf., Kulturpfl. 2:425; C. Jeffrey, 1980, Cucurb. East. Asia:20.[1] — *C. melo* L. 1753, Sp. Pl.:1011, s. str.; Stev. 1813, Mém. Soc. Nat. Moscou, 4:70; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3:624; Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6:246; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1:142; Фомин, 1903, в Кузн., Н. Буш и Фомин, Мат. фл. Кавк. 4, 6:144; Гроссг. 1934, Фл. Кавк., изд. 1, 4:60. — *C. dudaim* L. 1753, Sp. Pl.:1011. — *Melo dudaim* (L.) Sager. 1826, Ann. Sci. Nat. (Paris), 8:313; Вас. 1957, Фл. СССР, 24:118; Мулк. 1966, Фл. Арм. 5:53. — *M. sativus* Sager. ex M. Roem. 1846, Syn. Monogr. 2:68, in syn. ad *C. melo*, nom. nud.; Вас. 1957, цит. соч. 24:116; Прил. 1961, Фл. Азерб. 8:119; Мулк. 1966, цит. соч. 5:53; Косенко, 1970, Опр. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.:376. — *Cucumis melo* var. *dudaim* (L.) Naud. 1859, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 4, 11:69. — *C. melo* var. *microcarpus* Alef. 1866, Landw. Fl.:8. — *C. melo* var. *cultus* Kurz, 1877, Journ. As. Soc. Bengal. 46, 2:103 («β. *culta*»), nom. illeg., superfl.; Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк.:414. — *Melo microcarpus* (Alef.) Pang. 1950, Бот. журн. 35, 6:574; Прил. 1961, цит. соч. 8:119. — *M. agrestis* (Naud.) Pang. 1950, цит. соч. 35, 6:580, p. p., excl. typo; Прил. 1961, цит. соч. 8:119; Мулк. 1966, цит. соч. 5:53. — *Cucumis melo* L. subsp. *dudaim* Greb. 1953, Kulturpfl. 1:134. — *C. melo* var. *melo*: C. Jeffrey, 1980, Kew Bull. 34, 4:794. — *C. melo* var. *agrestis* auct. fl. cauc. non Naud. 1859: N. Busch, Marc. et Woronow, 1909, Fl. Cauc. exs. N 324 (Тр. Петерб. бот. сада, 28, 3:445); Гроссг. 1949, цит. соч.:414.

ЗЗ: Адж. (Кобулети, на литорали); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. («prope urbem Tiflis, Kolenati» — культ.?); ВЗ: Н. Кур., Караб. («distr. Agdam, steppa Karabach, prope viae fer. Evlach»); Т («сел. Ахсаглар, Ленкоранский у., Шелковников» (TGM!) — культ.?).

Указан как дикорастущий и сорный для Кавказа (sub *C. melo* (wild group), Chakravarty, Jeffrey, 1980:205); ВЗ: Ширв. (sub *C. melo*, Гроссгейм, 1934:60), Мург.-Муровд. (sub *C. melo*, Hohenacker, 1833:246; Ledebour, 1843:142; Фомин, 1903:144; Гроссгейм, 1934:60); ЮЗ (sub *Melo agrestis*, Мулкиджанян, 1966:53, долина Аракса), Ерев. (sub *M. agrestis*, Хачатрян, 1950:113, Араратская долина), Мегр.-Зан. (sub *M. agrestis*, Хачатрян, 1950:113, Мегри).

Одичавшее, натурализовавшееся, сорное, на возделанных полях, в орошаемых посевах хлопчатника и бахчевых культур, в виноградниках, на сорных местах, залежах и заброшенной целине, реже по долинам рек.

Юго-Зап. (Турция, Сирия, Палестина, Иран, Ирак, Афганистан) и Ср. Азия (дикорастущее, сорное; Chakravarty, Jeffrey, 1980:205).

Культивируется на Кавказе как плодовое (дыня культурная, десертная, посевная; главным образом ВЗ и ЮЗ — преимущественно Араратская долина) и как декоративное и ради очень ароматных плодов (дыня мелкоплодная, или дудаим; ВЗ; ЮЗ: Ерев., Мегр.-Зан.), иногда дичает.

Культивируется в тропических, субтропических и теплоумеренных областях обоих полушарий и дичает.

Родина, по-видимому, тропическая Африка.

Примечание. Все кавказские дыни, как культивируемые, так и естественно растущая дыня сорная, или сорнополевая с мелкими горькими или кислыми несъедобными плодами, которую авторы обработок флоры Кавказа ошибочно относят к *Melo agrestis* (включая *M. dudaim* и *M. microcarpus*), *M. dudaim* (включая *M. agrestis*) или к *Cucumis melo* var. *agrestis*, принадлежат к *C. melo* subsp. *melo* (= *C. melo* var. *cultus* Kurz). Этот подвид включает в себя субтропические дикорастущие популяции Юго-Западной и Средней Азии и производные от них культурные формы, в том числе культивары, возделываемые в Зап. Европе и Северной Америке. К *C. melo* subsp. *agrestis* (Naud.) Greb. [1959, in Mansf., Kulturpfl. 2:424 (=*C. melo* var. *agrestis* Naud. 1859, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 4, 11:73; id. 1859, l. c. 12:110)], отсутствующему на Кавказе, относятся дикорастущие популяции палеотропиков и происшедшие от них локальные культивары или расы в Южной Индии и Восточной Азии (Jeffrey, 1980b:794, 804; Chakravarty, Jeffrey,

---

[1] Здесь и далее приведены с разрешения автора ссылки на хранящийся в библиотеке БИН РАН экземпляр неизданной рукописи: C. Jeffrey. The *Cucurbitaceae* of Eastern Asia. A report on studies made during, and in connexion with, a visit to China, Hong Kong and Japan in 1980. December 1980. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, England. 60 p.

1980:205). У типового подвида завязь густо мохнатая, с длинными отстоящими волосками в отличие от subsp. *agrestis*, у которого она очень густо и коротко прижато опушенная.

2. *C. myriocarpus* Naud. 1859, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér 4, 11:22; C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15, 3:350. — *C. prophetarum* Jacq. 1770, Hort. Bot. Vindob. 1:3, tab. 9, non L. 1755.

Описан по дикорастущим экземплярам из Южной Африки («Habitat in Africa australi») и культивировавшимся в Париже. Синтипы: «from plants cultivated in Paris in 1859» (K); «South Africa, Cape Province, Somerset, Bowker» (K); «Orange Free State, Fat [Vet] River, R. Burke» (K) (Jeffrey, 1975:481).

2a. *C. myriocarpus* Naud. subsp. *myriocarpus*: C. Jeffrey a. P. Halliday, 1975, in C. Jeffrey, Kew Bull. 30, 3:481.

ВП: Тер.-Кум. (Ногайская степь, «в 30 км к вост. от Ачикулака, сорное близ усадьбы 2-й Горькоозерной дачи, 16 VIII 1949, № 626, И. В. Новопокровский», LE!).

Заносное, сорное.

Центр., Южн. и Вост. Европа — локально натурализовавшееся, сорное (Cogniaux, Harms, 1924:151; Tutin, 1968:298; Scholz, 1979:19).

Разводится в ботанических садах Европы и дичает, распространяется при помощи самосева.

Родина — Африка (Мозамбик, Замбия, Зимбабве, юго-вост. Ботсвана).

Примечание. *C. myriocarpus* ранее не приводился для адвентивной флоры Кавказа. Это растение ошибочно указано (наряду с *C. sativus* L.) С. К. Черепановым (1995:375; без ссылок на районы) как культурное.

## Tribus 2. *Joliffieae* Schrad.

### Subtribus 1. *Thladianthinae* Pax

### 2. *Thladiantha* Bunge

1833, Enum. Pl. China Bor.:29 (seors. impr.); id. 1833, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 2:103.

1. *T. dubia* Bunge, 1833, Enum. Pl. China Bor.:29 (seors. impr.); id. 1833, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 2:103; Вас. 1957, Фл. СССР, 24:95; В. А. Ефимова, Комжа и К. П. Попов, 1997, Бот. журн. 82, 3:151—152.

Описан из Сев. Китая (окр. Пекина) («in ruderatis prope Pekinum»). Тип: «China Bor., VII 1831, ♂ fl., Bunge» (P?).

ЦК: В. Кум. (Кисловодск); В. Тер. (Владикавказ, Алагир, левобережная пойма р. Ардон между г. Алагир и курортом Тамиск, с. Суадаг).

Установлены многочисленные местонахождения *T. dubia* в населенных пунктах Северной Осетии (Ефимова и др., 1997).

Заносное, одичавшее, сорное, в садах и огородах, у изгородей, на оградах приусадебных участков, на сорных местах, а также в пойменных древесно-кустарниковых массивах; иногда разводится как декоративное, легко распространяется из садов и дичает; размножается корневыми клубнями.

Родина — Вост. Азия (Сев. и Сев.-Вост. Китай, Корея); натурализовавшееся в Японии и, очевидно, на российском Дальнем Востоке (Хабаровский и Приморский края, южн. Сахалин), локально натурализовавшееся и сорное в Центр., Юго-Вост. и Вост. Европе, Сев. (Зап. Сибирь) и Ср. Азии (Васильченко, 1957:95—96; Ohwi, 1965:847; Tutin, 1968:297; Scholz, 1979:12; Ломакина, 1984:153, рис., карта; Никитин, 1983:343, табл. 33, фиг. 1; Пробатова, 1987:132—133, рис. 46А (карта), табл. XV.A; Доронькин, 1995:69, 1996:147; Черепанов, 1995:375).

Примечание. Род *Thladiantha* и вид *T. dubia* были описаны А. А. Бунге по единственному гербарному образцу цветущего мужского растения, собранному им в июле 1831 г. на сорном месте близ Пекина. Место хранения типа не установлено. Типовой экземпляр видел в Санкт-Петербурге К. И. Максимович, судя по его пометке («v. s.») на с. 30 в хранящемся в Библиотеке БИН оттиске работы Бунге «Enumeratio plantarum, quas in China boreali collegit Dr. Al. Bunge. Anno 1831», где были описаны эти таксоны. Полный комплект коллекции Бунге, собранной им близ Пекина, включая типы, согласно E. Bretschneider (1898 : 326), находился в Ботаническом музее Академии наук; впоследствии, как известно, этот гербарий поступил в LE. Типовой образец в настоящее время не обнаружен в Гербарии БИН. Его не видел и Jeffrey (1980a : 27), предположительно указавший LE как место хранения типа *T. dubia*. Вероятнее всего, этот образец находится в Париже, как было указано И. Т. Васильченко (1957 : 95) во «Флоре СССР», вместе с другими гербарными материалами Бунге (включая типы), приобретенными французским ботаником E. St.-Ch. Cosson (см.: Stafleu, Cowan, 1976 : 407).

Естественный ареал *T. dubia*, очевидно, ограничен Сев. и Сев.-Вост. Китаем и Кореей. На Дальний Восток России это растение, возможно, было занесено из Китая и здесь натурализовалось, хотя и указано как дикорастущее (Пробатова, 1987 : 133; Черепанов, 1995 : 375).

## Tribus 3. *Trichosantheae* C. Jeffrey

### Subtribus 1. *Trichosanthinae* Pax

### 3. *Trichosanthes* L.

1753, Sp. Pl. : 1008; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 439.

1. *T. kirilowii* Maxim. 1859, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 9 : 482, in nota (Primit. fl. Amur. Suppl. 2 (Index fl. Mongol.)).

Описан из Сев. Китая («Hab. in Mongolia Chinensis (australiori?)»). Тип: «Mongolia chinensis in reditu e China, 1841, ♂ fl., Kirilow» (LE!).

1a. *T. kirilowii* Maxim. var. *kirilowii*: C. Jeffrey, 1980, Cucurb. East. Asia : 46.

СЗЗ: Туап.-Адл. (Адлер).

Вероятно, одичавшее.

Родина — Вост. Азия (Сев. и Сев.-Вост. Китай, Корея, Япония (острова Цусима, Хонсю, Кюсю)) (Jeffrey, 1980a : 46). Иногда разводится в садах как декоративное.

Примечание. *T. kirilowii* var. *kirilowii* приводится для адвентивной флоры Кавказа впервые.

## Tribus 4. *Benincaseae* Ser.

### Subtribus 1. *Luffinae* C. Jeffrey

### 4. *Luffa* Mill.

1754, Gard. Dict. Abridg., ed. 4.

1. *L. acutangula* (L.) Roxb. 1814, Hort. Bengal. : 70; id. 1832, Fl. Ind., ed. Carey, 3 : 713; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1 : 141; Шмальг. 1895, Фл. Средн. и Южн. России, Крыма и Сев. Кавк. 1 : 376; Вас. 1957, Фл. СССР, 24 : 100; Прил. 1961, Фл. Азерб. 8 : 112. — *Cucumis acutangulus* L. 1753, Sp. Pl. : 1011 («*acutangula*»).

Описан, по-видимому, по культурным экземплярам («Habitat in Tataria, China»). Неотип (Jeffrey, 1980b : 792): Herb. Linn. 1152/7 (LINN, photo — LE!).

ВЗ: Мург.-Муровд. («Helenendorf, Hohenacker» — культ.?).

Указан для Кавказа (Ledebour, 1843 : 141, «Hab. in vineis ad fl. Terek (Falk. — vix spontanea)»).

Культивируется в тропических и субтропических областях, также на Кавказе, иногда дичает.

Родина — палеотропики.

Примечание. Судя по тому, что этот вид не был указан R. Fr. Hohenacker (1833) в перечне дикорастущих и одичавших видов растений территории Елизаветполя (Ганджи) и провинции Карабах, приведенный выше образец из колонии Геленендорф, очевидно, собран с культивируемого растения.

*L. acutangula* дичает редко в отличие от *L. cylindrica* (L.) M. Roem. [1846, Syn. Monogr. 2 : 63 (= *L. aegyptiaca* Mill.)] (Chakravarty, Jeffrey, 1980 : 202), широко культивируемого в тропических и субтропических областях обоих полушарий, а также на Кавказе (ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т; Прилипко, 1961 : 112).

## Subtribus 2. *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey

### 5. *Lagenaria* Ser.

1825, Mém. Soc. Phys. Genève, 3, 1:25, tab. 2.

1. *L. siceraria* (Mol.) Standl. 1930, Publ. Field Mus. (Bot.), 3, 3:435. — *Cucurbita lagenaria* L. 1753, Sp. Pl.: 1010. — *C. siceraria* Mol. 1782, Sagg. Stor. Nat. Chili, ed. 1:133; id. 1810, l. c., ed. 2:316. — *Lagenaria vulgaris* Ser. 1825, Mém. Soc. Phys. Genève, 3, 1:25; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1:141; Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк.: 414; Вас. 1957, Фл. СССР, 24:119; Прил. 1961, Фл. Азерб. 8:121; Косенко, 1970, Опр. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 376.

Описан из Чили. Тип: «Chile, Molina» (?BOLO) (Jeffrey, 1980a:55).

СЗЗ: Туап.-Адл. (между реками Агура и Мацеста, крутой склон, сорные места); ЗЗ: Абх. (Латы, в обрывах близ р. Кодор).

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (sub *L. vulgaris*, Ledebour, 1843:141, близ Кутаиси, «in muris antiquis»).

Одичавшее, сорное. Разводится местами на Кавказе как декоративное и ради плодов (тыква-горлянка, тыква «бутылочная», калебаса).

Культивируется в Центр. (редко), Южн. и Вост. (южные районы) Европе, Юго-Зап. Азии (Турция, Сирия, Ливан, Палестина, Иран, Ирак), сев.-вост. Африке (Шмальгаузен, 1895:376; Васильченко, 1957:120; Tutin, 1968:298; Jeffrey, 1972:203; Scholz, 1979:11; Chakravarty, Jeffrey, 1980:198).

Широко культивируется и почти натурализовался в тропических странах обоих полушарий; в диком состоянии неизвестен.

Родина, вероятно, Африка.

Примечание. Место хранения типа неизвестно; типовой образец, вероятно, утрачен (Jeffrey, 1967:51).

### 6. *Citrullus* Schrad.

1836, in Eckl. et Zeyh., Enum. Pl. Afr. Austr. 2:279, nom. cons.

1. *C. colocynthis* (L.) Schrad. 1838, Linnaea, 12, 4:414; Вас. 1957, Фл. СССР, 24:113. — *Cucumis colocynthis* L. 1753, Sp. Pl.: 1011, non Thunb. 1794. — *Colocynthis vulgaris* Schrad. 1833, Ind. Sem. Hort. Acad. Gotting.: 2.

Описан по экземпляру, культивировавшемуся в Упсале (Швеция). Лектотип (Jeffrey, 1967:46, 1972:202): Herb. Linn. 1152/1 (LINN, photo — LE!).

Указан как дикорастущий для ЮЗ: Мегр.-Зан. (песчаные берега р. Аракс близ г. Мегри) (Габриэлян и др., 1981:77; Барсегян, 1989:101, карта).

Заносное, одичавшее, сорное.

Южн. Европа (юго-вост. Испания, Сицилия); Средиз. (Греция); Юго-Зап. и Южн. (зап. и южн. Индия) Азия; сев. Африка; Канарские о-ва (Jeffrey, 1972:202).

Заносное, сорное в Ср. Азии (Туркмения — Тедженский оазис, урочище Докуз-Серкар близ ст. Геоксюр (= Геок-Тепе); Центр. Каракумы, южная окраина) (Васильченко, 1957:113; Никитин, 1983:343; Суханкулиев, 1989:62; как дикорастущий — Габриэлян и др., 1981:77, «вблизи ст. Геок-Тепе»; Черепанов, 1995:375) и на российском Дальнем Востоке (Приморский р-н; Уссурийский р-н — близ с. Ново-Никольское) (Пробатова, 1987:135). Разводится с древнейших времен из-за плодов (колоцинт), применяемых в медицине.

Примечание. *C. colocynthis*, ядовитый горькоплодный ксерофит, в диком состоянии встречается в аридных областях Африки и Азии. В Армении же, где известна его малочисленная популяция в пойме р. Аракс (близ г. Мегри), этот вид, скорее всего, заносный или, возможно, натурализовавшийся после культуры. *C. colocynthis* внесен в Красные книги Армении и СССР.

2. *C. lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai, 1916, Cat. Sem. Spor. Hort. Bot. Univ. Imp. Tokyo : 30. — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. 1959, Kulturpfl. 2 : 421, comb. superfl.; Мулк. 1966, Фл. Арм. 5 : 50. — *Momordica lanata* Thunb. 1794, Prodr. Pl. Capens. 1 : 13. — *Citrullus vulgaris* Schrad. 1836, in Eckl. et Zeyh., Enum. Pl. Afr. Austr. 2 : 279; id. 1838, Linnaea, 12, 4 : 412; Вас. 1957, Фл. СССР, 24 : 111; Прил. 1961, Фл. Азерб. 8 : 116; Косенко, 1970, Опр. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 375. — *C. edulis* Spach, 1838, Hist. Nat. Vég. Phan. 6 : 214. — *C. aedulis* Pang. 1930, Тр. прикл. бот. ген. сел. 23, 3 : 44; Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк. : 414 («*edulis*»). — *C. colocynthoides* Pang. 1930, цит. соч. 23, 3 : 66; Вас. 1957, цит. соч. 24 : 112; Прил. 1961, цит. соч. 8 : 117.

Описан из Южной Африки (Капская пров., мыс Доброй Надежды). Тип: «Thunberg» (UPS) (Jeffrey, 1972 : 202).

СЗЗ: Туап.-Адл. (пойма ручья Чемитокводже); ЗЗ: Адж. (Кобулети, на литорали); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. («prope urbem Tiflis, Kolenati» — культ.?).

Одичавшее, сорное. Культивируется на Кавказе как пищевое растение (арбуз культурный, столовый) (ВЗ, Прилипко, 1961 : 116; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Дар., Занг., Мегр.-Зан., Мулкиджанян, 1966 : 50) и изредка как кормовое (арбуз кормовой; sub *C. colocynthoides*, Прилипко, 1961 : 117), дичает.

Культивируется в тропических и субтропических областях земного шара, местами дичает и натурализуется.

Родина — Южн. и Юго-Зап. Африка.

## 7. Bryonia L.

1753, Sp. Pl. : 1012; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 442 («*Bronia*»).

1. *B. aspera* Stev. ex Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1 : 140; Stev. 1812, in Fisch., Cat. Jard. Gorenki, [ed. 2] : 32, nom nud.; C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 83; Радде, 1901, Колл. Кавк. Муз. 2 : 92; C. Jeffrey, 1969, Kew Bull. 23, 3 : 452, map 1 (p. 458); id. 1872, Fl. Turk. 4 : 205; Тахт. и Фёд. 1972, Фл. Ерев. : 107; J. S. Andersen, 1977, in Rech. f. Fl. Iran. 123 : 8, 13, tab. 2; Zohary, Heyn a. D. Heller, 1983, Consp. Fl. Or. 2 : 75; Череп. 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд. : 374. — *B. alba* L. var. β., Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 411. — *B. alba* auct. fl. cauc. non L. 1753: C. A. Mey. 1831, l. c. : 83; Hohen. 1838, Enum. Pl. Talysch. : 62; Ledeb. 1843, l. c. : 140, p. p., quoad pl. cauc.; Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 762, p. p., quoad pl. cauc.; Шмальг. 1895, Фл. Средн. и Южн. России, Крыма и Сев. Кавк. 1 : 376, p. p., quoad pl. cauc.; Липский, 1899, Тр. Тифл. бот. сада, 4 (Фл. Кавк.) : 309; Радде, 1901, цит. соч. 2 : 92; Фомин, 1903, в Кузн., Н. Буш и Фомин, Мат. Фл. Кавк. 4, 6 : 3, 143; Гроссг. 1934, Фл. Кавк., изд. 1, 4 : 60; он же, 1949, Опр. раст. Кавк. : 413; Хар. 1952, Фл. Груз., изд. 1, 8 : 118, p. p., quoad pl. cauc.; Прил. 1961, Фл. Азерб. 8 : 113, p. p., quoad pl. cauc.; Мулк. 1966, Фл. Арм. 5 : 47, p. p., quoad pl. cauc.; Косенко, 1970, Опр. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 375; Тахт. и Фёд. 1972, цит. соч. : 107; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 3 : 137; Танфильев и Кононов, 1987, Кат. дикораст. раст. Ставроп. края : 99; Череп. 1995, цит. соч. : 374, p. p., quoad pl. cauc.; А. Л. Иван. 1997, Конспект фл. Ставроп. : 115; Ханджян и Шарбатян, 1999, Фл. Дилижанск. запов. : 42. — *B. dioica* auct. fl. cauc. non Jacq. 1774: Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 625, p. p., quoad pl. cauc. et syn. *B. alba* var. β. et *B. aspera* Steveni; C. A. Mey. 1831, l. c. : 83; Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6 : 246; Ledeb. 1843, l. c. : 140; Boiss. 1872, l. c. 2 : 760, p. p., quoad pl. cauc.; Шмальг. 1895, цит. соч. 1 : 376, p. p., quoad pl. cauc.; Липский, 1899, цит. соч. 4 : 309; Радде, 1901, цит. соч. 2 : 92; Фомин, 1903, цит. соч. 4, 6 : 3, 143; Гроссг. 1934, цит. соч. 4 : 60; он же, 1949, цит. соч. : 413; Хар. 1952, цит. соч. 8 : 118, p. p., quoad pl. cauc.; Прил. 1961, цит. соч. 8 : 113, p. p., quoad pl. cauc.; Мулк. 1966, цит. соч. 5 : 48, табл. 19, p. p., quoad pl. cauc.; Косенко, 1970, цит. соч. : 375; Галушко, 1980, цит. соч. 3 : 137; Танфильев и Кононов, 1987, цит. соч. : 99; Череп. 1995, цит. соч. : 374, p. p., quoad pl. cauc.; А. Л. Иван. 1997, цит. соч. : 115. — *B. steveni* Bieb. in sched. Herb. hort. Petropol.

Описан с Центрального Кавказа (Кисловодск) («...in Caucaso subalpino, circa acidulam Narzana»). Лектотип (Jeffrey, 1969:452; emend. Имханицкая, h. l.): «Nartsan, ♂ fl. et alab., Stev[en]. Herb. Fischer (sub nom. *Bryon*[*ia*] *aspera*; confirm. C. Jeffrey, Sept. 1966 in sched.)» (LE! iso? («sine loco, ♂ alab., N 123, Steven») — LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Указан для всего Кавказа (sub *B. alba* и *B. dioica*, Липский, 1899:309); всех районов Северного Кавказа, кроме степей Предкавказья и высокогорий (sub *B. alba*, Галушко, 1980:137); ЗП (sub *B. alba* и *B. dioica*, Гроссгейм, 1949:413), Аз.-Куб. (sub *B. alba*, Фомин, 1903:143; sub *B. dioica*, Галушко, 1980:137); ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул. (sub *B. dioica*, Галушко, 1980:137); ЗК (sub *B. alba*, Гроссгейм, 1949:413), Бело-Лаб. (sub *B. alba*, Иванов, 1997:115); СЗЗ: Анап.-Гел., Туап.-Адл. (sub *B. dioica*, Галушко, 1980:137); ЗЗ (sub *B. alba* и *B. dioica*, Гроссгейм, 1949:413; Прилипко, 1961:113; sub *B. alba*, Васильченко, 1957:102; Мулкиджанян, 1966:47); Инг.-Рион. (sub *B. dioica*, Фомин, 1903:3; sub *B. alba* и *B. dioica*, Гроссгейм, 1934:60), Рион.-Квир. (sub *B. alba*, Ledebour, 1843:140; Фомин, 1903:4; Харадзе, 1952:118).

Юго-Зап. (сев. Турция, сев. Иран, сев. Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (южн. Туркмения — Западный и Центральный Копетдаг) и Южн. (сев.-зап. Индия) Азия (Jeffrey, 1969:453—454, map 1 (p. 458)).

Примечание. *B. aspera*, согласно Jeffrey (1969),— единственный вид рода *Bryonia* во флоре Кавказа. Это подтверждается изучением гербарных коллекций, хранящихся в Санкт-Петербурге (LE) и Тбилиси (TBI, TGM). Однако вплоть до последнего времени кавказские растения *Bryonia* традиционно относились ботаниками к двум (редко трем, включая *B. aspera*) видам и ошибочно приводились под названиями *B. alba* L. и *B. dioica* Jacq. Между тем указанные выше таксоны хорошо отличаются от *B. aspera* и не встречаются на Кавказе (Jeffrey, 1969:458, map 1).

*B. aspera* — двудомное (очень редко однодомное) растение с черными ягодами. Незрелые плоды обычно красные, хотя иногда, созревая, они, минуя промежуточную стадию красной окраски, сразу чернеют (Jeffrey, 1969:454). Рыльца женских цветков у *B. aspera* крупные, выступающие, шероховатые (с крупными сосочками) в отличие от близкого вида *B. alba* (однодомного, иногда двудомного растения с черными ягодами); у последнего они маленькие, гладкие или с немногочисленными короткими сосочками. Плоды у *B. alba* в отличие от *B. aspera* никогда не бывают красными. *B. dioica* Jacq. (= *B. cretica* L. subsp. *dioica* (Jacq.) Tutin), произрастающий в Центр. и Южн. Европе и Сев. Африке (Марокко, Алжир), — двудомное растение с красными ягодами и выступающими волосистыми рыльцами (Jeffrey, 1969:444—447).

*B. aspera* еще мало изучен на Кавказе в природных условиях, и в частности в отношении окраски плода, важнейшего признака для различения видов *Bryonia*, а также нуждается в уточнении ареала на основании новых, более обширных и более полных гербарных сборов.

Название *B. aspera* Stev. впервые было упомянуто Ф. Б. Фишером (Fischer, 1812) в «Каталоге ботанического сада графа А. К. Разумовского в Горенках» без описания и каких-либо сведений относительно происхождения этого растения. Лишь C. F. Ledebour (1843) законно обнародовал вид во «Flora Rossica» приведением описания этого таксона и указал его для Кавказа («Hab. in provinciis caucasicis [in sibalpinis Caucasi septentrionalis (M. a. Bieb.), circa acidulam Nartzana, alt. 280—500 hexap. (C. A. Meyer), in Iberia! (Wilhelms pl. exs.), Somchetia! (Eichw.), territ. Elisabethpol. et provinc. Karabagh (Hohenack.)]») наряду с двумя другими видами — *B. alba* L. и *B. dioica* Jacq.

M. Bieberstein (1819:625) во «Flora Taurico-Caucasica» привел для Кавказа всего лишь один вид этого рода — *B. dioica* Jacq. («Occurrit passim per Caucasi septentrionalis subalpina ad sepes») с двудомными цветками и предположительно красными плодами, при этом отметив, что видел лишь незрелые плоды. Среди синонимов *B. dioica* Биберштейн указал «*B. alba* L. var. β.», разновидность без названия, ранее им (Bieberstein, 1808:411) описанную по мужскому экземпляру, собранному в Кисловодске («...in Caucaso subalpino, circa acidulam Narzana. Floret aestate»), и «*B. aspera* Steveni» (в LE на этикетках встречается также название «*B. Steveni* Bieb.»).

На основании изучения гербарных материалов кавказских *Bryonia*, хранящихся в LE, нами уточнен лектотип *B. aspera*, обнародованный Jeffrey (1969:452) («Type: U.S.S.R., Narzan, Bieberstein (LE, lectotype!»)) и позднее приведенный им (Jeffrey, 1972:205) во «Флоре Турции» («Caucasus, Bieberstein (lecto! LE!)»), а затем J. S. Andersen (1977:8) во «Flora Iranica» («Typus: Caucasus, Marschall von Bieberstein, LE»). Типовой образец *B. aspera*, представленный цветущим мужским растением, был собран в Кисловодске Х. Х. Стевеном (вероятно, в 1800 г.; см.: Kukkonen, Viljamaa, 1971:22—23), а не Ф. К. Биберштейном, как ошибочно указал Джеффри. Хотя этот образец, а также два других гербарных экземпляра *B. aspera* Стевена в LE, скорее всего происходящие также из Кисловодска («sine loco, ♂ alab., N 123, Steven (sub nom. *B. aspera*)» (LE! изолектотип?); «Ex Caucaso Cabardinico a. 1803, fr. immat., [Steven]. Herb. Bieb. (sub nom. *B. dioica*)» (LE!) (manus Bieb.) (*B. alba* L.? sec. А. Фомин, 1903 in sched.)), были изучены Jeffrey («Sept. 1966» in shed.) и тестированы им как «*B. aspera* Stev. ex Ledeb.», однако как лектотип этого вида им был в LE, вероятно, по ошибке обозначен гербарный образец синтипа *B. aspera*, собранный в Иберии Х. Вильгельмсом («Cauc[asus], Wilh[elms], ♂ fl., d[edit] [18]14 (sub nom. *B. Steveni* Bieb.). (Herb. Ledeb. 304.2, sub nom. *B. aspera* Stev.)», LE!) (IDC micro-ed. type herb. Cauc. sect. N 209/A3!; Byalt et al., 1995 : 6).

## 8. *Ecballium* A. Rich.

1824, in Bory, Dict. Class. Hist. Nat. 6 : 19, nom. cons.

1. *E. elaterium* (L.) A. Rich. 1824, in Bory, Dict. Class. Hist. Nat. 6 : 19; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1 : 141. — *Momordica elaterium* L. 1753, Sp. Pl. : 1010; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 410; C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 83; Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6 : 245; id. 1838, Enum. Pl. Talysch : 62. — *M. aspera* Lam. 1779, Fl. Fr., ed. 1, 2 : 191. — *Elaterium cordifolium* Moench, 1794, Meth. : 503. — *Ecballium agrestis* Reichenb. 1831, Fl. Germ. Excurs. 1, 3 : 294.

Описан по культурным экземплярам из Южной Европы («...in Europa australi»). Лектотип (Jeffrey, 1972 : 203, 1980a : 57): Herb. Linn. 1150/10 (LINN, photo — LE!).

ЗП: Аз.-Куб. (Таманский п-ов, побережье Азовского моря); ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Абх. (Цебельда (Юрьевское)), Инг.-Рион. (Поти); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗ: Ю. Караб. (Шахбулах); Т.

Указан для всего Кавказа (Липский, 1899 : 309; Васильченко, 1957 : 110; Прилипко, 1961 : 115; Мулкиджанян, 1966 : 50, табл. 20); всех районов ЗП и ВП (Гроссгейм, 1949 : 413; Галушко, 1980 : 137), Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987 : 99); ВП: В. Ставр., Тер.-Кум. (Иванов, 1997 : 115), Тер.-Сул. (sub *M. elaterium*, Meyer, 1831 : 83; sub *E. elaterium*, Ledebour, 1843 : 141); ЗК (Гроссгейм, 1949 : 413), Бело-Лаб., Уруп-Теб. (Галушко, 1980 : 137); ЦК: В. Кум. (Георгиевск; Шмальгаузен, 1895 : 377); СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980 : 137); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1934 : 60); ЮЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 413); ЮЗ («на севере», Гроссгейм, 1949 : 413), Ерев. (Эчмиадзин; Мулкиджанян, 1966 : 50, табл. 20; Тахтаджян, Фёдоров, 1972 : 107), Нах. (Прилипко, 1961 : 115).

Юго-Вост. (Крым) и Вост. (южн.) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Турция — Внешняя Анатолия и острова, Сирия, Ливан, Палестина, сев.-зап. Иран); Азорские о-ва.

Примечание. Указания *E. elaterium* для Средней Азии («известно из Ташкента», Васильченко, 1957 : 110; Прилипко, 1961 : 115; Мулкиджанян, 1966 : 50; Никитин, 1983 : 343, табл. 33, фиг. 2 (а, б); Черепанов, 1995 : 375), по-видимому, относятся к заносным сорным растениям.

## Tribus 5. *Cucurbiteae* Ser.

## 9. *Cucurbita* L.

1753, Sp. Pl. : 1010; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 441.

1. *C. maxima* Duchesne ex Lam. 1786, Encycl. Méth. Bot. 2, 1 : 151; Вас. 1957, Фл. СССР, 24 : 122; Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк. : 414; Прил. 1961, Фл. Азерб. 8 : 123; Мулк. 1966, Фл. Арм. 5 : 55; Косенко, 1970, Опр. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 376.

Описан по культурному экземпляру неизвестного происхождения. Неотип (Jeffrey, 1980b : 799): «*Melopepo* fructu maximo albo Tournefort Inst. 1 : 106, t. 34 (1700)».

ЗЗ: Абх. (Цебельда [Юрьевское], «около укрепл. Цебельдинск., между камнями разруш. крепости, 27 VII 1868, № 82, Г. Ф. Шперк, Л. В. Рейнгардт»).

Одичавшее, сорное. Возделывается на Кавказе как пищевое и кормовое (тыква крупная).

Разводится во многих странах мира. В диком состоянии неизвестен.

Родина — Южная Америка.

## Tribus 6. *Sicyoeae* Schrad.

### Subtribus 1. *Cyclantherinae* (Schrad.) C. Jeffrey

### 10. *Echinocystis* Torr. et A. Gray

1840, Fl. North Amer. 1, 3 : 542, nom. cons.

1. *E. lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray, 1840, Fl. North Amer. 1, 3 : 542; Stocking, 1955, Madroño, 13, 3 : 85, fig. 1 (left), 5 (map); Комжа и К. П. Попов, 1990, Бот. журн. 75, 1 : 109; А. Л. Иван. 1997, Консп. фл. Ставроп. : 115; Ханджян и Шарбатян, 1999, Фл. Дилижанск. запов. : 42. — *Sicyos lobata* Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 2 : 217. — *Momordica echinata* Muehl. ex Willd. 1805, Sp. Pl., ed. 4, 4, 1 : 605; Muehl. 1793, Trans. Amer. Phil. Soc. 3 : 180, nom. nud. — *Echinocystis echinata* (Muehl. ex Willd.) Britt. et al. 1888, Prelim. Cat. : 20. — *E. echinata* (Muehl.) Vass. 1957, Фл. СССР, 24 : 125, comb. superfl. invalid.

Описан из Северной Америки (США, «...in occidentalibus Pensylvaniae, juxta fluvium Ohio»). Лектотип (Stocking, 1955 : 86, fig. 1 (left)): «T. F. Lucy N 3542 (US 966366, photo — KMS)».

ЗК: Адаг.-Пшиш. (к югу от станицы Ставропольской, басс. р. Шебш); ЦК: В. Тер. (Владикавказ, левобережн. террасы р. Терек; правый берег р. Урсдон).

Указан для ЗП: З. Ставр. (Ставрополь; Иванов, 1997 : 115); ЗК: Бело-Лаб. и СЗЗ: Туап.-Адл. (личное сообщение Г. Ю. Конечной, 1998 г.); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Картли, Хашури, близ р. Куры; Мтиулетия, Ананури, ущелье Арагви, личное сообщение М. А. Иванишвили, 1990 г., TBI); ВЗ: Мург.-Муровд. (окр. Дилижана; Ханджян, Шарбатян, 1999 : 42).

Заносное одичавшее, сорное, в садах, виноградниках, у дорог, в рудеральных местообитаниях, а также по берегам рек, в приречных лесах, среди пойменных кустарников. Натурализовался в прибрежных сообществах Северной Осетии (Комжа, Попов, 1990 : 109), а также локально на ЗК, СЗЗ и ЦЗ.

Неофит во флоре Центр. и Юго-Вост. Европы (Tutin, 1968 : 299; Scholz, 1979 : 25—27, fig. 11 (карта)), местами натурализовался в Вост. Европе, Южн. Казахстане, Зап., Ср. и Вост. Сибири, на российском Дальнем Востоке (Усурийский край, юго-зап. Сахалин) (sub *E. echinata*, Васильченко, 1957 : 125; sub *E. echinata*, Камелин, 1971 : 283; Цвелев, 1979 : 203; Никитин, 1983 : 344, табл. 33, фиг. 4 (а, б); Пробатова, 1987 : 135, рис. 46 Б (карта); Черепанов, 1995 : 375; Доронькин, 1995 : 69, 1996 : 147).

Родина — Северная Америка (южн. Канада, США).

### Subtribus 2. *Sicyoinae* C. Jeffrey

### 11. *Sicyos* L.

1753, Sp. Pl. : 1013; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 443.

1. *S. angulatus* L. 1753, Sp. Pl. : 1013 («*angulata*»); Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1 : 143; Вас. 1957, Фл. СССР, 24 : 124 («*angulata*»); Tutin, 1968, Fl. Europ. 2 : 299; H. Scholz, 1979, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., 2. Aufl., 6, 2A : 28, fig. 12.

Описан по материалам из Канады и Мексики («Habitat in Canada, Mexico»). Лектотип (Jeffrey, 1980a : 59): «e planta culta in hort. bot. Hartekamp [Holland]» (BM).

Указан для Кавказа (Ledebour, 1843 : 143; Boissier, 1872 : 763); ЗЗ: Абх. (окр. Очамчира) (Пархоменко, 1989 : 196; Колаковский и др., 1990 : 1454, sub *S. angulata*).

Заносное, сорное.

Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (южные районы) Европа — локально натурализовавшееся, рудеральное; у изгородей и стен, на сорных местах, реже в зарослях кустарников; иногда разводится как декоративное, легко распространяется из садов и дичает (Ledebour, 1843 : 143; Boissier, 1872 : 763; Шмальгаузен, 1895 : 376; Васильченко, 1957 : 124, sub *S. angulata*; Tutin, 1968 : 299; Scholz, 1979 : 29; Никитин, 1983 : 344, табл. 33, фиг. 5 (а—в); Черепанов, 1995 : 375).

Родина — Северная Америка.

Примечание. Несмотря на указание Ледебура («Hab. in provinciis caucasicis (e sem. a cl. C. A. Meyer collectis in h. dorpat. enat.)») Васильченко (1957 : 124) во «Флоре СССР» не привел *S. angulatus* для Кавказа, сославшись на то, что оно позднее не было подтверждено и что в LE гербарный материал этого вида отсутствует.

В заключение выражаю глубокую признательность Ch. Jeffrey, монографу сем. *Cucurbitaceae*, за консультации при выполнении данной работы.

Исследование, результаты которого представлены в настоящей публикации, было осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-49781 и 99-04-49790).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Барсегян А. М. Cucurbitaceae* — Тыквенные. *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. — Арбуз дикий // Красная книга Армянской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Ереван, 1989 (1988). С. 101, карта.

*Васильченко И. Т.* Сем. Тыквенные — *Cucurbitaceae* Hall. // Флора СССР. М.; Л., 1957. Т. 24. С. 91—125.

*Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д, 1980. Т. 3. 328 с.

*Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В.* и др. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е изд. Л., 1981. 264 с.

*Гроссгейм А. А.* Сем. *Cucurbitaceae* Hall. — Тыквенные // Флора Кавказа. Баку, 1934. Т. 4. С. 59—60.

*Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

*Доронькин В. М.* Семейство *Cucurbitaceae* в Сибири // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 68—70.

*Доронькин В. М.* Семейство *Cucurbitaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 145—147.

*Ефимова В. А., Комжа А. Л., Попов К. П.* Новые находки адвентивных растений на Центральном Кавказе // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 149—152.

*Иванов А. Л.* Конспект флоры Ставрополья. Ставрополь, 1997. 155 с.

*Камелин Р. В.* К познанию адвентивной флоры Средней Азии и Южного Казахстана // Новости сист. высш. раст. Л., 1971. Т. 8. С. 282—284.

*Колаковский А. А., Адзинба З. И., Читанава С. М.* Флористические находки в Абхазии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1452—1455.

*Комжа А. Л., Попов К. П.* Новые данные об адвентивной флоре Северной Осетии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 108—110.

*Липский В. И.* Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период ее исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. // Тр. Тифлис. бот. сада. 1899. Вып. 4. 584[585] с.

*Ломакина Г. А.* Тладианта сомнительная *Thladiantha dubia* Bunge // Красная книга СССР. 2-е изд. М., 1984. Т. 2. Ч. 8. С. 153. Карта.

*Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

*Мулкиджанян Я. И.* Сем. *Cucurbitaceae*, Тыквенные // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 45—55.

*Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 454 с.

*Пархоменко Г. Н.* Адвентивная флора Черноморского побережья Абхазии // Тр. Абхаз. ун-та. 1989. Т. 7. С. 195—197.

*Прилипко Л. И.* Сем. *Cucurbitaceae* Hall. — Тыквенные // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 111—124.

*Пробатова Н. С.* Сем. Тыквенные — *Cucurbitaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 131—137.

*Суханкулиев Х. К.* Новое местонахождение дикорастущего арбуза // Изв. АН ТССР. Сер. биол. науки. 1989. № 4. С. 60—63.

*Танфильев В. Г., Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

*Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд. Л., 1972. 294 с.

*Фомин А. В.* Ord. 1. *Cucurbitaceae* // Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш, А. В. Фомин. Flora caucasica critica: Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903. Ч. 4. Вып. 6. С. 1—6. Addenda et corrigenda. С. 143—144.

*Ханджян Н. С., Шарбатян М. И.* Флора Дилижанского заповедника. Ереван, 1999. 104 с.

*Харадзе А. Л.* Сем. *Cucurbitaceae* Juss. // Флора Грузии. 1-е изд. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 117—121. (На груз. яз.).

*Хачатрян С. С.* Сорно-полевые дыни Армянской ССР (*Cucumis melo vulgaris agrestis* P.) // Сб. науч. тр. / Армян. с.-х. ин-т. Ереван, 1950. № 6. С. 113—117.

*Цвелев Н. Н.* О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1979. Т. 16. С. 201—207.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

*Шмальгаузен И. Ф.* Сем. *Cucurbitaceae* Juss. Тыквяные // Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений. Киев, 1895. Т. 1. С. 375—378.

*Andersen J. S. Cucurbitaceae* // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1977. Lfg. 123. 14 с.

*Bieberstein F. A. Marschall.* Flora Taurico-Caucasica. Charkoviae, 1808. T. 2. 477 p.; 1819. T. 3 (Supplementum). 654 p.

*Boissier E.* Ordo *Cucurbitaceae* // Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1872. T. 2. P. 757—763.

*Bretschneider E.* History of European botanical discoveries in China. London, 1898. Vol. 1. 624 p.

*Byalt V. V., Popova T. N., Shwanowa V. V., Zolkina L. A.* Catalog of type specimens of caucasian section of the Herbarium, Komarov Botanical Institute. IDC. Netherlands, 1995. 52 p.

*Chakravarty H. L., Jeffrey C. Cucurbitaceae* // Flora of Iraq. Baghdad, 1980. Vol. 4. Pt 1. P. 191—208.

*Cogniaux A., Harms H. Cucurbitaceae—Cucurbiteae—Cucumerinae* // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1924. H. 88 (IV.275.II). 246 S.

*Fischer F.* Catalogue du jardin des plantes de Son Excellence Monsieur le Comte Alexis de Razoumoffsky à Gorenki. [Ed. 2]. Moscou, 1812. 76 p.

*Hohenacker R. F.* Enumeratio plantarum in territorio Elisabethopolensi et in provincia Karabach sponte nascentium, quas collegit... // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1833. T. 6. P. 210—261.

*Jeffrey C. Cucurbitaceae* // Milne-Redhead E., Polhill R. M. Flora of Tropical East Africa. London, 1967. 156 p.

*Jeffrey C.* A review of the genus *Bryonia* L. (*Cucurbitaceae*) // Kew Bull. 1969. Vol. 23. N 3. P. 441—461.

*Jeffrey C. Cucurbitaceae* // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1972. Vol. 4. P. 200—208.

*Jeffrey C.* Further notes on *Cucurbitaceae*: III. Some southern African taxa // Kew Bull. 1975. Vol. 30. N 3. P. 475—493.

*Jeffrey C.* The *Cucurbitaceae* of Eastern Asia. 1980a. 60 p. (Manuscript).

*Jeffrey C.* Further notes on *Cucurbitaceae*: V. The *Cucurbitaceae* of the Indian subcontinent // Kew Bull. 1980b. Vol. 34. N 4. P. 789—809.

*Jeffrey C.* Appendix: An outline classification of the *Cucurbitaceae* // Biology and utilization of the *Cucurbitaceae* / Ed. by D. M. Bates, R. W. Robinson, C. Jeffrey. New York, 1990. P. 449—463.

*Kukkonen J., Viljamaa K.* Herbarium of Christian Steven. Helsinki, 1971. 109 p. (Pamphlet. N 4, Botanical Museum, University of Helsinki).

*Ledebour C. F.* Ordo *Cucurbitaceae* Juss. // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1843. Vol. 2. Pars 1. P. 139—143.

*Meyer C. A.* Verzeichniss der Pflanzen, welche während der, auf Allerhöchsten Befehl, in den Jahren 1829 und 1830 unternommenen Reise im Caucasus und den Provinzen am westlichen Ufer des Caspischen Meeres gefunden und eingesammelt worden sind. St. Petersburg, 1831. 241 p.

*Ohwi J.* Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

*Scholz H. Cucurbitaceae* // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin; Hamburg, 1979. 2. Aufl. Bd 6. T. 2. Lfg. A. S. 1—36.

*Stafleu F. A., Cowan R. S.* Taxonomic literature. 2nd ed. Vol. 1: A—G. Utrecht, 1976. 1136 p. (Regn. Veg. Vol. 94).

*Stocking K. M.* Some considerations of the genera *Echinocystis* and *Echinopepon* in the United States and Northern Mexico // Madroño, 1955. Vol. 13. N 3. P. 84—100.

*Tutin T. G. Cucurbitaceae* // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 297—299.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VII 1999

## SUMMARY

The conspectus of the indigenous and naturalized in the Caucasus cultivated and adventive species of the family *Cucurbitaceae* with the citations of main synonyms, types and geographical distribution as well as identification key are presented. The lectotype of *Bryonia aspera* (Jeffrey, 1969) is emended. *Cucumis myriocarpus* subsp. *myriocarpus* is first reported for the adventive flora of the Caucasus.

---

УДК 582.948.2 (-925.1)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 1

**© О. Д. Никифорова**

# СИБИРСКИЕ ВИДЫ СЕКЦИИ *ALPESTRES* РОДА *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*)

## O. D. NIKIFOROVA. THE SIBERIAN SPECIES OF THE SECT. *ALPESTRES* OF THE GENUS *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*)

Рассмотрены вопросы таксономии сибирских видов рода *Myosotis*, относящихся к sect. *Alpestres* (T. N. Pop.) O. Nikiforova comb. nov.

Ключевые слова: таксономия, эремы, ареола, сибирские виды, *Myosotis*.

Рамки обработки видов рода *Myosotis* L. во «Флоре Сибири» (Никифорова, 1997) не позволили показать таксономические нюансы, выявленные в результате исследования сибирских видов этого рода. В данной статье рассматриваются спорные вопросы систематики сибирских видов *Myosotis*, относящихся к ряду *Alpestres* T. N. Pop. Основой для изучения сибирских видов послужили коллекции, хранящиеся в гербариях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK), Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Томского государственного университета (TK).

T. Vestergren (1938) первым подверг критической ревизии виды родства *M. alpestris* F. W. Schmidt s. l. Он выявил, что морфологические признаки эремов являются важными диагностическими признаками в систематике рода *Myosotis*, при этом особое значение имеет форма ареолы — площадки прикрепления эрема к гинобазису. Сложный комплекс таксонов, именуемый *M. alpestris* s. l., Vestergren (1938) разделил по форме ареолы на 2 группы: родства *M. alpestris* и родства *M. sylvatica* Hoffman. Виды родства *M. alpestris* он поделил на 2 подгруппы: в 1-ю подгруппу вошел *M. alpestris*, в котором выделены 3 разновидности и 2 подвида (subsp. *alpestris* и supsp. *asiatica* Vestergren); во 2-ю — самостоятельные виды *M. suaveolens* Waldst. et Kit. ex Willd. (эндемик Балканского п-ова), *M. lithospermifolia* (Willd.) Hornem. (кавказско-переднеазиатский вид) и *M. gallica* Vestergren, описанный с Альпийских гор (Франция, близ Италии).

М. Г. Попов (1953а) считал монографическую обработку Vestergren неудовлетворительной, а выводы недостаточно обоснованными. Большинство рас и разновидностей, выделенных им, Попов объединил в один вид *M. suaveolens*, тем самым надолго укоренив в отечественной ботанической литературе широкое трактование этого вида. Виды родства *M. alpestris* и *M. sylvatica* он объединил в один ряд *Sylvaticae* M. Pop., выделяя особую подгруппу *Alpestres*, куда включил 3 вида: *M. alpestris*, *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg., *M. suaveolens*. Эти виды он считал очень близкими, связанными друг с другом множеством переходных форм.

J. Grau (1964) провел тщательную таксономическую ревизию европейских видов родства *M. alpestris* и *M. sylvatica*. На основе анализа морфологических признаков эремов большинства европейских рас, указанных ранее Vestergren, и привлечения кариологических данных он полностью подтвердил выводы, ранее сделанные Vestergren (1938), и признал, что *M. alpestris*, *M. sylvatica* и соответственно близкие к ним виды имеют разное родство. У видов группы *Alpestres* ареола эллиптическая или округло-эллиптическая с боковыми углублениями — кавеями.[1] У видов родства *M. sylvatica* ареола асимметрично почковидная, без углублений. На основании данных кариологического исследования европейских рас Grau (1964) выявил, что у видов группы *Alpestres* 2n = 12, 24, 36 (n = 6), а у видов родства *M. sylvatica* 2n = 18, 20, 22 (n = 9, 10, 11). Он пришел к заключению, что собственно группа *Alpestres* является сложной и сборной по составу видов, и разделил ее на 3 группы (в нашем понимании подгруппы). В первую он включил типовой подвид и subsp. *ambigens* (Beguinot) Grau, восстановил в качестве самостоятельного вида среднеевропейскую расу *M. stenophylla* Knaf., ранее признанную Vestergren за разновидность *M. alpestris*. Во 2-ю группу он отнес *M. lithospermifolia* и *M. suaveolens*, в 3-ю — эндемичный вид с Пиренеев *M. alpina* Lapeyer. Эти группы (правильнее, подгруппы) он различает по форме эремов и ареол, а также числу хромосом.

Проводились интенсивные исследования видов рода в других регионах Европы и Азии. Д. Н. Доброчаева (1957) выявила, что в равнинной части Европы произрастает особая раса, которую она назвала *M. popovii* Dobrocz. H. Riedl (1963, 1967) описал *M. albicana* из Пакистана и *M. kurdica* из Ирака. Т. Н. Попова (1976) обнародовала *M. daralaghezica* T. N. Pop. из Закавказья. Исследования Хохрякова (1989, 1993) показали, что на Кавказе сформировалась особая группа видов ряда *Alpestres*. С данной территории им описано несколько новых, морфологически хорошо обособленных видов: *M. schistosa* A. Khokhr. из Дагестана, *M. kolakovskyi* A. Khokhr. (= *M. deflexa* A. Khokhr.) из Абхазии (Хохряков, 1997), *M. radix-palaris* A. Khokhr. из Аджарии, *M. superalpina* A. Khokhr. из Армении.

Изучая кавказские виды рода Myosotis, Попова (1976), а позднее Доброчаева (1977) независимо друг от друга узаконили диагноз ряда *Alpestres*, выделенного ранее Поповым (1953а) в качестве подгруппы. Этот ряд включает в себя растения ксероморфного облика с коротким плотным корневищем. Опушение чашечки состоит из прямых серповидных волосков, редко с примесью единичных крючковатых. Эремы эллиптические, ареола с ясно выраженными боковыми кавеями. Ряд *Alpestres* представлен многообразием видов, произрастающих в субальпийских и альпийских поясах гор Средней, Юго-Западной и Северной Азии, Кавказа и Северной Америки, в тундрах арктического побережья Северного Ледовитого океана.

Сибирские виды рода *Myosotis*, в частности виды ряда *Alpestres*, до недавнего времени не подвергались таксономической ревизии. Для территории Сибири Попов (1953а) указывал лишь 2 вида: *M. suaveolens* и *M. asiatica*. В результате проведенных нами на обширном гербарном материале исследований было выявлено, что в Сибири произрастают 6 видов этого ряда, из них 4 были описаны нами впервые (Никифорова, 1997). Приводим видовой состав ряда *Alpestres* Сибири.

---

[1] Наличие боковых углублений ареолы эрема — характерный морфологический признак видов ряда *Alpestres*. Впервые он был отмечен Grau (1964), но не получил морфологического описания и названия. А. П. Хохряков (1993) боковые углубления назвал «канальцами». Позднее термин «канальцы» мы использовали для морфологической характеристики эремов сибирских видов ряда *Alpestres* (Никифорова, 1997). Однако термин «канальцы» оказался неудачным и неприемлемым для обозначения углублений, расположенных по бокам ареолы эрема. В общепринятом смысле «канальцы» представляют собой трубчатые образования (секреторные, смоляные и т. п.) и обычно используются для характеристики плодов у *Apiaceae*. У эрем рода *Myosotis* боковые углубления иной морфологии и происхождения. Для обозначения данного признака мы предлагаем новый термин — «кавея» (латинское cavea — углубление, выемка), который и употребляем в тексте.

1. *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9:2272; Попов, 1953, Фл. СССР, 19:378; Grau a. Merxmuller, 1972, Fl. Europ. 3:115. — *M. alpestris* subsp. *asiatica* Vestergren, 1930 in Hulten, Fl. Kamtch. 4:80.

Описан из Северной Европы («from Solovetski Island and E. Kola Penins.»).

Vestergren (1930) во «Flora of Kamtchatka and the adjacent islands» привел описание нового подвида *M. alpestris* subsp. *asiatica*. Считая его арктическим растением, Vestergren указывал, что этот подвид произрастает на Соловецких о-вах, Кольском п-ове и далее на восток до Чукотского п-ова. В то же время он принял неоправданно широкой южную часть ареала подвида (Кавказ, Средняя Азия, Монголия, Шилка, Аян, Камчатка и тихоокеанское побережье Северной Америки). Как видно, Vestergren правильно отделил арктический подвид, но по литературным данным (и ошибочно, на наш взгляд) принял его за арктоальпийскую расу.

Б. К. Шишкин и Л. П. Сергиевская (1937) возвели подвид *M. alpestris* supsp. *asiatica* в ранг вида и согласились с мнением Vestergren о его арктоальпийском распространении. Однако в примечании к признанному ими виду указали, что южносибирские, в частности алтайские растения, отличаются от арктических более сильным опушением стебля и листьев, более высоким ростом и крупным венчиком и часто более многочисленными, скученными в дерновинку стеблями.

Попов (1953б) в изданных им эксикатах также отделил северную арктическую расу от альпийской южносибирской и считал, что за типовые образцы нужно принять растения с п-ова Ямал (Полярный Урал), но при этом он не указывает типовой образец данной расы. Как известно, изданные образцы не могут являться типовым материалом. Во «Флоре СССР» Попов (1953а) принял трактовку вида и его ареал в понимании Шишкина и Сергиевской (1937) и считал, что вид произрастает не только в Арктике, но и в горах Южной Сибири, Средней Азии и на Кавказе. Исследования, проведенные нами, показали, что южносибирские высокогорные растения имеют морфологические признаки, отличающие их от арктических растений. Высокогорную южносибирскую расу мы описали под названием *M. austrosibirica* O. Nikiforova (Никифорова, 1997).

Немецкие ботаники J. Grau, H. Merxmuller (1972) выявили, что *M. alpestris* является эндемичным видом европейских Альп, а *M. asiatica* — арктической морфолого-географической расой. На остальной территории, указываемой Vestergren для *M. alpestris*, растут близкие, но самостоятельные виды.

Проведенные нами исследования подтвердили точку зрения немецких ботаников. Выявлено, что на протяжении всего ареала *M. asiatica* имеет морфологические признаки, отличающие его от высокогорных видов Сибири, Европы и Средней Азии: прикорневые листья (только прикорневые) с нижней стороны всегда голые, эремы узкоэллиптические с заметным крылом на верхушке, ареола округло-эллиптическая с ясно выраженными боковыми кавеями (см. рисунок, *4*, *5*). Типовыми должны служить образцы, цитируемые в работе Vestergren (1930) первыми, а именно собранные на Соловецких о-вах. Но поскольку в настоящее время у нас нет возможности изучить образцы Vestergren, считаю целесообразным вопрос о типе вида оставить открытым.

Вид *M. asiatica* в Сибири представлен 2 подвидами.

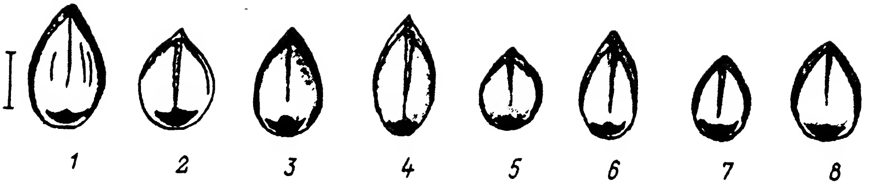
1а. *M. asiatica* subsp. *asiatica*.

Распространен в арктической Евразии и Северной Америке.

1б. *M. asiatica* subsp. *kolymensis* O. Nikiforova, 1997, Фл. Сиб., 11:122.

Typus: «Якутия. Колымский р-н, между Походском и Пантелеихой [s. col.]» (LE!).

Узкий эндемик Нижнеколымского р-на. Произрастает в зарослях кустарников вдоль берегов р. Колыма. От типового подвида отличается более крупными размерами растения, большей длиной корневища и венчиком 7—8 мм дл. (а не 6—7 мм, как у *M. asiatica* subsp. *asiatica*).



Форма эремов и ареол у видов рода *Myosotis*.

*1* — *M. imitata*, *2* — *M. baicalensis*, *3* — *M. chakassica*, *4* — *M. asiatica* subsp. *asiatica*, *5* — *M. asiatica* subsp. *kolymensis*, *6* — *M. austrosibirica*, *7* — *M. lithospermifolia*, *8* — *M. popovii*. Масштабная линейка — 1 мм.

2. *M. austrosibirica* O. Nikiforova, 1997, Фл. Сиб. 11:123. — *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9:2272, p. p.; Попов, 1953, Фл. СССР, 19:378, p. p. — *M. suaveolens* auct. non Waldst. et Kit.: Попов, 1959, Фл. Ср. Сиб. 2:612, p. p.; Иванова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2:736, p. p.

Typus: «Восточный Саян, хр. Удинский, истоки р. Иссыг-Суг, альпийский пояс, 2050 м над ур. м., лишайниковая тундра, 15 VI 1961, Л. Малышев» (NSK).

Распространен в горах Южной Сибири и сопредельных горных территориях Средней Азии и Монголии.

Как ранее упоминалось, Шишкин и Сергиевская (1937) отметили отличия южносибирских растений *M. asiatica* от арктических. Нами выявлено, что растения гор Южной Сибири, произрастающие в субальпийском, а чаще в альпийском горных поясах отличаются от типичных *M. asiatica* характером опушения листьев и чашечки, формой зубцов чашечки, а также формой эремов и ареолы (см. рисунок, *6*). Южносибирские растения описаны в качестве особого вида — *M. austrosibirica.*

3. *M. czekanowskii* (Trautv.) R. Kam. et V. Tichomirov, 1981, Редкие и исчез. виды фл. СССР:60. — *Eritrichium czekanowskii* Trautv. 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5:88.

Typus: «Междуречье рек Оленек и Лены, у р. Буотар, на границе леса, 3 VIII 1875, Чекановский» (LE).

Эндемичный вид невысоких горных систем и песчаных побережий низовий р. Лены, спускается южнее до Ленских Столбов.

Попов (1953а), говоря о невыясненных видах рода *Eritrichium*, привел *E. czekanowskii*, в комментариях к которому справедливо отмечал, что, возможно, вид относится к роду *Myosotis*. Р. В. Камелин и В. Н. Тихомиров (1981) пришли к выводу, что *Eritrichium czekanowskii*, описанный Э. Р. Траутфеттером (Trautvetter, 1877) из междуречья рек Оленек и Лена (Якутия) и известный только по типовым образцам, принадлежит роду *Myosotis*. Кроме типовых сборов ими были обнаружены материалы из 2 новых местонахождений (Хараулахские горы, левый берег р. Тагалан; район Ленских Столбов). Проведенная нами ревизия гербарных фондов БИН выявила, что *M. czekanowskii* морфологически хорошо отличается от других сибирских видов. Во-первых, это единственный вид ряда *Alpestres*, у которого цветки мелкие (3—4 мм в диам.), а трубка венчика длиннее отгиба, во-вторых, вид имеет своеобразные габитус и экологию: приземистый рост, густое опушение длинными шелковистыми волосками, произрастает по пологим песчаным берегам р. Лена и ее притоков.

4. *M. imitata* Serg. 1936, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 6—7:7; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9:2274; Никифорова, 1997, Фл. Сиб. 11:127. — *M. suaveolens* auct. non Waldst. et Kit.: Попов 1953, Фл. СССР. 19:376, p. p.; Попов, 1959, Фл. Ср. Сиб. 2:612, p. p.; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.:353; Скворцов, 1974, Опр. высш. раст. Якутии:413, p. p.; Красноборов, 1984, Опр. раст. Тув. АССР:190, p. p.; Старченко, 1991, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5:268. — *M. alpestris* auct. non F. W. Schmidt: Ge-ling, Riedl, Kamelin, 1995, Fl. China, 16:361.

Typus: «Томская обл., окрестности дер. Бычково, 25 VI 1890, П. Н. Крылов» (TK).

*M. imitata* имеет широкий ареал (Никифорова, 1997): он произрастает в лесостепной части Урала и прилежащей к ней Пермской обл., растет по всей Сибири, в Приамурье, Маньчжурии, на Камчатке; обычен в лесостепной части Казахстана и Монголии.

Вид описан Сергиевской (1936) из Томской обл. Большинство исследователей либо неправильно понимали *M. imitata*, либо сводили в синонимы к *M. suaveolens*. Между тем, европейские ботаники показали, что *M. suaveolens* следует считать эндемиком Балканского п-ова. При первоописании Сергиевская сравнивала свой вид с *M. sylvatica* и *M. arvensis*, считая его родственным этим видам. На самом деле по форме чашечки и ее зубцов, форме ареолы *M. imitata* имеет несомненное родство с видами ряда *Alpestres*, с *M. sylvatica* он сходен только своей экологией, так как тяготеет к лесным сообществам и обычно произрастает на лесных опушках. Поэтому *M. imitata* можно охарактеризовать как лесоопушечный вид. Вид отличается сильно укороченным толстым корневищем с густой мочкой крепких темно-коричневых корней. Прикорневые листья длинночерешковые, скученные в прикорневую розетку, которая сохраняется в течение всей вегетации. Чашечка при плодах с резко выраженными боковыми жилками, густо опушенная прямыми и серповидными волосками. Эремы широкоэллиптические, ареола узкоэллиптическая с глубокими боковыми кавеями (см. рисунок, *1*). На протяжении своего огромного ареала полиморфен и требует тщательной таксономической ревизии. Наиболее стабильны популяции в Западной Сибири. Маньчжурские и камчатские популяции представляют интерес для дальнейшего изучения. С Охотского побережья Дальнего Востока нами (Никифорова, 1998) описан новый вид родства *M. imitata* — *M. ochotensis* O. Nikiforova. Близкородственными *M. imitata* являются 2 вида: *M. popovii* — восточноевропейский лесостепной вид (см. рисунок, *8*) и *M. ludomilae* Zaverucha — южноукраинский эндемик. Эти виды имеют сходный габитус, прикорневые листья на длинных черешках, характерную форму чашечки. В то же время каждой расе присущи определенные признаки, отличающие их друг от друга. Данные виды связаны общим происхождением и образуют единую группу равнинных видов ряда *Alpestres*.

5. *M. baicalensis* O. Nikiforova, 1997, Фл. Сиб. 11 : 125. — *M. suaveolens* auct. non Waldst. et Kit.: Попов, 1959, Фл. Ср. Сиб. 2 : 612, p. p.; Иванова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2 : 736, p. p.

Typus: «Озеро Байкал, о-в Большой Ушканий, галечниковый берег, 20 VI 1914, В. Сукачев, Г. Поплавская» (LE).

Эндемичный вид побережий оз. Байкал. Близкородствен *M. imitata* (см. рисунок, *2*). Для *M. baicalensis* характерны более крупные цветки (до 8 мм в диам.), соцветия в начале цветения поникающие. Кроме верхушечных соцветий 1-го порядка у *M. baicalensis* формируются боковые пазушные соцветия. Этот вид предпочитает каменистые степные склоны вдоль побережий оз. Байкал и на его островах.

6. *M. chakassica* O. Nikiforova, 1997, Фл. Сиб. 11 : 126. — *M. imitata* auct. non Serg.: Положий, 1977. Фл. Красн. края, 6—7 : 121.

Typus: «Хакасия, Алтайский р-н, окрестности дер. Лукьяновка, степь, северо-восточный склон, 26 VII 1968, Н. Логутенко, Н. Деморенко» (NS).

Произрастает на открытых каменистых степных склонах. Наиболее обособлен морфологически от других сибирских видов ряда *Alpestres*. У основания стеблей *M. chakassica* имеются остатки отмерших прикорневых листьев, кроме того, у него широкие продолговато-яйцевидные листья и полуприжатые к стеблю цветоножки (у других видов они отклоненные). Ареола округлая с малозаметными боковыми кавеями (см. рисунок, *3*), у остальных сибирских видов ряда *Alpestres* она обычно эллиптическая с резко выраженными боковыми кавеями.

Таким образом, сложный комплекс видов, именуемый *M. alpestris* s. l., распадается на довольно большое число морфологически обособленных узко и широко распространенных рас. В настоящее время ряд *Alpestres* объединяет 10 европейских, 4 кавказско-переднеазиатских, 1 североафриканский, 6 сибирских и 1 дальневосточный виды. По отношению к высотной поясности все виды можно разделить на равнинные, среднегорные и высокогорные. Равнинные виды произрастают в лесной и лесостепной частях предгорий, в нижнем и среднем поясах гор. Это *M. imitata*, *M. popovii*, *M. ludomilae*, *M. chakassica*, *M. baicalensis*, *M. czekanovskii*. Но бóльшая часть видов — это растения альпийского и субальпийского горных поясов. К ним можно отнести как узкоэндемичные виды Пиренеев, Балкан, Кавказа и Передней Азии (Grau, Merxmuller, 1972; Riedl, 1967; Хохряков, 1993), так и широко распространенные виды европейских Альп, гор Южной Сибири и Средней Азии: *M. alpestris* s. str. и *M. austrosibirica*. Из среднегорных видов можно выделить южноевропейский *M. stenophylla*, кавказский *M. densiflora*. Деление это можно считать относительным. Например, *M. imitata* — равнинный лесоопушечный вид, но довольно часто заходит в лесной горный пояс, где произрастает на южных остепненных склонах. Как видно, виды ряда *Alpestres* приурочены к разным высотам, большинство видов произрастают на открытых пространствах, но при этом равнинные виды тяготеют к лесным сообществам. Например, *M. asiatica* в Арктике занимает разные экологические ниши. Вид встречается на южных каменистых склонах, в растительных группировках лугового типа, под скалами. Но его жизненный оптимум определяется достаточным количеством влаги. Именно в поймах рек, ручьев, вдоль береговых склонов, у озер он находит наилучшие условия для своего произрастания.

В данной группе имеются как диплоидные, так и полиплоидные виды. Наиболее хорошо изучены европейские виды рода *Myosotis* (Grau, 1964). Именно с этой территории имеются исчерпывающие сведения по числу хромосом у видов ряда *Alpestres*. Специальных исследований в других регионах не проводилось. Есть отрывочные данные по сибирским и кавказским видам (Крогулевич, Ростовцева, 1984; Числа..., 1990). Следует отметить, что узкоэндемичные европейские виды — это диплоидные расы с 2n = 24. *M. asiatica* также относится к одной хромосомной расе 2n = 24 на протяжении всего ареала от Таймыра до восточной Чукотки.

Для *M. austrosibirica* известно хромосомное число 2n = 24 с гольцов Восточного Саяна (Крогулевич, Ростовцева, 1984). Кавказский *M. alpestris* s. l. имеет две кариологические расы: 2n = 14, 24. Этот факт, возможно, указывает на таксономическую неоднородность и сборный характер этого вида на Кавказе. Особенно широкий размах плоидности отмечен в европейских Альпах. У *M. alpestris* s. str. отмечено несколько кариологических рас: 2n = 24, 48, 72 (Grau, 1964). По данному поводу можно сказать, что Альпы явились ареной постплейстоценовых видообразовательных процессов, которые способствовали образованию молодых альпигенных видов типа *M. alpestris* s. str.

По нашему мнению, из видов родства ряда *Alpestres* следует исключить *M. lithospermifolia*. У этого вида опушение чашечки состоит из грубых, сильно крючковатых волосков, ареолы имеют слабо выраженные боковые кавеи (см. рисунок, *7*). *M. lithospermifolia* — вид, имеющий древнесредиземноморский тип ареала, его происхождение отлично от такового ряда *Alpestres*.

Род *Myosotis* s. str. мною ограничивается бореальной секцией *Eumyosotis* (Guerke, 1897). В таком случае ареал рода охватывает Европу, Северную и Юго-Западную Азию, атлантическое и тихоокеанское побережья Северной Америки. Основная масса видов сосредоточена в Голарктическом царстве и в его основном Бореальном подцарстве (Тахтаджян, 1978). Поэтому мы можем считать род *Myosotis* типичным элементом бореальной флоры.

Ряд *Alpestres* — один из широко распространенных в роде *Myosotis* s. str. Его ареал почти полностью соответствует ареалу рода (за исключением атлантического побережья Северной Америки). Виды ряда объединяются в естественные группы близких викарных рас. Например, восточноевропейские *M. popovii* и *M. ludomilae* и сибирский *M. imitata* образуют группу равнинных видов, близких по экологии и морфологическим признакам, замещающих друг друга с запада на восток. Арктический *M. asiatica* и высокогорные *M. alpestris* и *M. austrosibirica* представляют аркто-альпийскую группу видов общего происхождения. Эти естественные группы следует считать первым надвидовым таксоном — рядами (series), а ранг обсуждаемого ряда *Alpestres* соответственно повысить до уровня секции. Настоящим исследованием установлено, что секция (ряд) *Alpestres* представляет единую структуру, виды которой имеют ксероморфный облик с коротким плотным или утолщенным корневищем. В опушении отсутствуют сильно крючковатые волоски. Эремы эллиптические, ареола с ясно выраженными боковыми кавеями. Ниже приводим новую комбинацию и синонимику.

**Sect. Alpestres (T. N. Pop.) O. Nikiforova comb. nov.** — Ser. *Alpestres* T. N. Pop. 1976, Новости сист. высш. раст. 13 : 224. — Ряд *Sylvaticae*, В. *Alpestres* M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19 : 376, descr. ross.

Внутрисекционное деление — следующая задача, которой будет посвящена отдельная публикация.

Полностью признавая гипотезу Попова (1949) об арктических корнях бореальной флоры, мы пришли к заключению, что род *Myosotis* s. str. в своем происхождении тесно связан с арктотретичной флорой, т. е. основные группы видов рода *Myosotis* произошли еще в палеогеновой Арктике.

Что касается видов секции *Alpestres*, то их предковые виды в высоких широтах Арктики изначально являлись растениями открытых растительных группировок, приспособленных к местам с высокой солнечной инсоляцией. Под воздействием начавшегося в конце миоцена охлаждения климата арктическая флора широким фронтом (по терминологии Попова — волнами) стала продвигаться к югу. Попов (1949) считал, что были 3 основные волны: макротермная (арктотретичная), мезотермная и микротермная (бореальная). С первой макротермной волной отступали наиболее теплолюбивые арктотретичные виды. К ним можно отнести аджаро-лазистанский эндемик Кавказа *M. radix-palaris* A. Khokhr. Этот вид имеет комплекс морфологических признаков, наиболее примитивных с нашей точки зрения. С одной стороны, это довольно высокие растения (до 30 см выс.), но со стелющимися, как бы лежачими, при этом не укореняющимися цветоносными побегами, крупным (7—8 мм в диам.) венчиком, почковидными ареолами (как в группе *M. sylvatica*), но имеющими короткие боковые кавеи, что указывает на принадлежность этого вида секции *Alpestres*. Кроме того, характерен длинный стержневой корень, аналогов которому нет у других известных видов. Хохряков (1993) отмечает, что в отличие от других видов *Myosotis* Кавказа этот вид является выраженным ксерофитом. Очень важно отметить, что у *M. radix-palaris* цикл развития нехарактерен для бореальных видов. Растение начинает цвести уже в конце зимы (конец февраля), полного цветения достигает в конце марта—начале апреля, а к середине лета цветоносные стебли полностью засыхают.

*M. austrosibirica* имеет общие предковые корни с арктическим видом *M. asiatica*. Формирование этого вида, по всей вероятности, связано с неогеновыми горообразовательными процессами, имевшими место на территории Южной Сибири и Средней Азии.

*M. chakassica* является реликтовым видом, имеющим изолированное местонахождение в хакасских степях, о чем свидетельствует наличие морфологически примитивных признаков: широкоэллиптические стеблевые листья, ареола широкая, округлая с боковыми кавеями, а не узкоэллиптическая (как у более молодых, таких как *M. imitata*, видов секции *Alpestres*).

А. В. Положий (1972), обсуждая вопросы происхождения эндемичного вида минусинско-хакасских степей *Oxytropis altaica* (Pall.) Pers., указывает, что это один из древних видов секции *Orobia*, в своем происхождении тесно связанный, с одной стороны, с высокогорными видами, с другой — с арктическими. Однако трудно согласиться с мнением, что именно высокогорные виды послужили исходным материалом для формирования новых, в том числе реликтовых, видов, которые позднее вошли в состав горно-степных и арктических флор. Морфологическая обособленность *Myosotis chakassica* указывает, что степные образования более древние, чем высокогорные, или по крайней мере одновозрастные с ними. Вместе с тем вполне можно согласиться с Положий (1972) в том, что древние высокогорные виды перемещались в предгорья и равнины, представляющие собой перигляциальные пространства, и послужили исходным материалом для формирования новых плейстоценовых видов в условиях перигляциальных зон. К таким новым видам можно отнести группу равнинных лесоопушечных видов: сибирский *M. imitata* и восточноевропейские *M. popovii* и *M. ludomilae.* Слабая морфологическая дифференциация восточноевропейских видов от сибирского *M. imitata* говорит о сравнительно молодом происхождении всех 3 видов. Например, хромосомное число 2n = 58 у *M. popovii* указывает на гибридное происхождение вида и значительные пертурбации, которые претерпел данный вид в плейстоценовое время.

*M. baicalensis* представляет собой неоэндемичный вид, который возник в своеобразных условиях Байкальской котловины.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Доброчаева Д. Н.* Родина Шорстоколистi — *Boraginaceae* Lindl. // Флора УССР. Киев, 1957. Т. 8. С. 328—514.

*Доброчаева Д. Н.* Новые таксоны Бурачниковых Восточной Европы // Новости сист. высш. и низш. раст. 1976. Киев. 1977. С. 114—125.

*Камелин Р. В., Тихомиров В. Н. Myosotis* L. // Редкие и исчезающие виды флоры СССР. Л., 1981. 262 с.

*Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С.* Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

*Никифорова О. Д. Myosotis* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. *Pyrolaceae—Lamiaceae* (*Labiatae*). С. 119—131.

*Никифорова О. Д.* Новый вид рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) с Дальнего Востока // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 118—120.

*Положий А. В.* К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 136—155.

*Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1949. 303 с.

*Попов М. Г. Myosotis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1953а. Т. 19. С. 352—385.

*Попов М. Г.* 3577. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1953б. Т. 12. Вып. 72. С. 47.

*Попова Т. Н.* Кавказские представители рода *Myosotis* L. // Новости сист. высш. раст. Л., 1976. Т. 13. С. 219—228.

*Сергиевская Л. П.* О двух сибирских видах рода *Myosotis* L. // Сист. зам. Гербария Томск. ун-та. 1936. № 6-7. С. 6—7.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

*Хохряков А. П.* Новые виды растений с Кавказа // Бюл. ГБС АН СССР. 1989. Вып. 152. С. 58—63.

*Хохряков А. П.* О некоторых видах незабудок (*Myosotis* L., *Boraginaceae*) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. СПб., 1993. Т. 29. С. 110—116.

*Хохряков А. П.* Несколько новых таксонов из Закавказья и Турции // Бюл. ГБС РАН. 1997. Вып. 175. С. 49—55.

*Числа* хромосом цветковых растений. Л., 1990. 509 с.

*Шишкин Б. К., Сергиевская Л. П.* Род *Myosotis* // Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1937. Т. 9. С. 2266—2276.

*Grau J.* Die Zytotaxonomie der *Myosotis alpestris* und der *Myosotis sylvatica*-Gruppe in Europa // Osterr. Bot. Zeitschr. 1964. Bd 111. H. 5. S. 561—617.

*Grau J., Merxmuller H. Myosotis* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 111—117.

*Guerke M. Myosotis* L. // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. T. 4. S. 119.

*Riedl H.* Bemerkungen uber neue older kritische *Boraginaceae* der asiatischen Flora (Vorarbeiten zu K. H. Rechinger, Flora Iranica) // Osterr. Bot. Zeitschr. 1963. Bd 110. N 5. S. 511—542.

*Riedl H. Myosotis* L. // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1967. N 48. S. 213—261.

*Trautvetter E. R.* Plantas Sibiriae borealis ab A. Czekanowski et F. Mueller annis 1874 et 1875 lectas enumeravit // Acta Horti Petrop. 1877. Vol. 5. P. 1—146.

*Vestergren T.* Gen. *Myosotis* L. // Hulten E. Flora of Kamtschatka and the adjacent islands. Stockholm, 1930. Vol. 4. 358 p.

*Vestergren T.* Systematische Beobachtungen uber *Myosotis sylvatica* (Ehrh.) Hoffm. und verwandte Formen // Ark. Bot. (Stockholm). 1938. Bd 29a. N 8. S. 1—39.

**Центральный сибирский**
**ботанический сад СО РАН**
**Новосибирск**

**Получено 5 V 1998**

## SUMMARY

The problems of taxonomy of the Siberian species of the genus *Myosotis* of the section *Alpestres* (T. N. Popova) O. Nikiforova comb. nov. (*Boraginaceae*) have been studied. This section includes about 20 species. *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg., *M. austrosibirica* O. Nikiforova, *M. czekanowskii* (Trautv.) R. Kam. et V. Tichomirov, *M. imitata* Serg., *M. baicalensis* O. Nikiforova, *M. chakassica* O. Nikiforova grow in Sibiria.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.15/151)

© Е. Ю. Студеникина

## О РЕДКИХ ВИДАХ БИЕ-КАТУНСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ В ПРЕДЕЛАХ ПРЕДГОРИЙ И НИЗКОГОРИЙ АЛТАЯ

### E. YU. STUDENIKINA. ON SOME RARE PLANT SPECIES OF THE BIYA-KATUN WATERSHED WITHIN THE FOOTHILL AND LOW-MOUNTAIN AREAS OF THE ALTAI

Приведены сведения о 2 видах (*Chaenorhinum viscidum* и *Veronica verna*), новых для флоры Сибири, 10 новых или редких видах для флоры Алтайского края и Республики Алтай.

Ключевые слова: флора, редкие виды, Алтай.

При изучении флоры Бие-Катунского междуречья в пределах предгорий и низкогорий Алтая (в период с 1995 по 1998 г.) нами было выявлено несколько редких и новых видов для Алтайского края и Республики Алтай, в состав которых входит исследуемая территория. Новизна находок определялась по упоминанию о распространении данных видов во «Флоре Западной Сибири» и «Флоре Сибири».

Ниже приводится перечень наиболее интересных находок. Виды расположены согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1987), номенклатура соответствует последней сводке С. К. Черепанова (1995).

Гербарные образцы перечисленных видов хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (NS), дублеты переданы в LE.

*Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. Республика Алтай, Турочакский р-н, окрестности с. Верх-Бийск, молодой хвойно-лиственный лес на крутом берегу р. Бия, 4 VII 1998. Встречен однажды, в малом количестве. Для территории Республики Алтай ранее вид был указан для верховьев р. Садры — притока р. Лебедь (Красноборов, 1988). Внесен в «Красную книгу Республики Алтай» (1996).

*Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, песчаный обрыв, 3 V 1997. Вероятно, занесен, так как встречен в небольшом количестве экземпляров на берегу р. Катунь, часто посещаемом туристами. Ранее вид в пределах Алтайского края указывался лишь для окрестностей г. Барнаул, сел Екатерининское и Веселоярск (Тимохина, 1993).

*Dianthus deltoides* L. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, суходольный луг, 14 VI 1997; Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности с. Усть-Кажа, суходольный луг, 7 VI 1997. Произрастает в довольно большом количестве. Прежде для Алтайского края указывалось лишь 2 местонахождения: в 60 км севернее г. Барнаул и в окрестностях с. Троицкое (Байков, 1993).

*Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Иконниково, близ слияния рек Бия и Катунь, в посевах клевера и люцерны, 27 VI 1998; Республика Алтай, Чойский р-н, окрестности с. Паспаул, разнотравный луг, 11 VII 1998. Ранее приводился для окрестностей с. Сибирячиха (Алтайский край) и с. Ыныргa (Республика Алтай) (Зуев, 1993). Кроме того, в гербарных фондах ЦСБС СО РАН имеются 2 образца, ранее неверно определенные, которые в 1999 г. были определены И. М. Красноборовым как *E. noctiflora*. Приводим полное содержание этикеток: окрестности Барнаула, степные луга, 15 V 1909, В. И. Верещагин; Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, берег р. Катуни, люцерновый луг, 9 VII 1983. Д. Шауло, А. Красников.

*Viola dissecta* Ledeb. Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности с. Красногорское, остепненный луг, 29 V 1998; Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности с. Усть-Кажа, остепненный луг, 9 V 1997; Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, остепненный луг, 23 V 1998. Являясь обычным в Республике Алтай, для территории Алтайского края вид приводился только для окрестностей г. Барнаул (Зуев, 1996).

*Falcaria vulgaris* Bernh. Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности пос. Талый, у дороги, 18 VII 1998. Для Алтайского края приводится впервые. Ближайшие местонахождения: Курганская область и Красноярский край (Пименов, 1996), а также Семипалатинская обл. (Крылов, 1935).

*Knautia arvensis* (L.) Coult. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, остепненный луг, 22 VII 1998. Встречена только одна популяция, расположенная на берегу р. Катунь. Ранее вид приводился для территории Алтайского края лишь из окрестностей г. Барнаул (Курбатский, 1996).

*Chaenorhinum viscidum* (Moench) Simonk. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Иконниково, близ слияния рек Бия и Катунь, в посевах клевера и люцерны, 27 VI 1998. Для Сибири приводится впервые. Ареал вида охватывает Среднюю Европу, а также Европейскую Россию и Кавказ, где встречается на полях, по дорожным насыпям и на известняках (Куприянова, 1955).

*Veronica verna* L. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, песчаный обрыв, 21 V 1997. Вид обнаружен в небольшом количестве экземпляров вблизи излюбленного места отдыха туристов, вероятнее всего, занесен. Для Сибири приводится впервые. Ближайшее местонахождение — Семипалатинская обл. (Крылов, 1939).

*Salvia verticillata* L. Алтайский край, Бийский р-н, окрестности с. Сростки, остепненный луг, 22 VII 1998. Встречен лишь один экземпляр, причем активное посещение туристами этого луга, расположенного на берегу р. Катунь, не исключает вероятность занесения. Ранее для территории Алтайского края приводился из Рубцовского р-на (Байков, 1997).

*Bromus mollis* L. Республика Алтай, Майминский р-н, окрестности с. Майма, у дороги, 13 VI 1997. Заносное сорное растение с евразийским ареалом. Для Алтайского края приводится впервые. Ближайшие местонахождения отмечены для Красноярского края (Пешкова, 1990б).

*Leersia oryzoides* (L.) Sw. Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности с. Луговое, берег озера, 30 VIII 1996; Республика Алтай, Майминский р-н, окрестности с. Кызыл-Озек, сырая обочина дороги, 1 VIII 1998. Для Сибири ранее указывалось единственное местонахождение — окрестности с. Ново-Белокуриха Алтайского края (Пешкова, 1990а), которое было подтверждено в 1996 г. (Пугачева, 1996).

Автор благодарна за помощь в обработке материала своему научному руководителю проф. И. М. Красноборову.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Байков К. С.* Род *Dianthus* — Гвоздика // Флора Сибири. *Portulacaceae — Ranunculaceae*. Т. 6. Новосибирск, 1993. С. 90—91.

*Байков К. С.* Род *Salvia* — Шалфей // Флора Сибири. *Pyrolaceae — Lamiaceae* (*Labiatae*). Т. 11. Новосибирск, 1997. С. 202.

*Зуев В. В.* Род *Elisanthe* — Скрытолепестник // Флора Сибири. *Portulacaceae — Ranunculaceae*. Т. 6. Новосибирск, 1993. С. 61.

*Зуев В. В.* Род *Viola* — Фиалка // Флора Сибири. *Geraniaceae — Cornaceae*. Т. 10. Новосибирск, 1996. С. 93.

*Красная* книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / А. Г. Манеев, И. Н. Пшеничная, Н. В. Федоткина и др. Новосибирск, 1996. 130 с.

*Красноборов И. М.* Род *Botrychium* — Гроздовник // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Т. 1. Новосибирск, 1988. С. 51.

*Крылов П. Н.* Род *Falcaria* — Резак // Флора Западной Сибири. *Geraniaceae — Cornaceae*. Томск, 1935. Вып. 8. С. 2026.

*Крылов П. Н.* Род *Veronica* — Вероника // Флора Западной Сибири. *Solanaceae — Dipsaceae*. Томск, 1939. Вып. 10. С. 2451.

*Куприянова Л. А.* Род Хеноринум — *Chaenorhinum* // Флора СССР. Т. 22. М.; Л., 1955. С. 227.

*Курбатский В. И.* Род *Knautia* — Короставник // Флора Сибири. *Solanaceae — Lobeliaceae*. Т. 12. Новосибирск, 1996. С. 143.

*Пешкова Г. А.* Род *Leersia* — Леерсия // Флора Сибири. *Poaceae* (*Gramineae*). Т. 2. Новосибирск, 1990а. С. 16.

*Пешкова Г. А.* Род *Bromus* — Костер // Там же. 1990б. С. 67.

*Пименов М. Г.* Род *Falcaria* — Резак // Флора Сибири. *Geraniaceae — Cornaceae*. Т. 10. Новосибирск, 1996. С. 149—150.

*Пугачева С. К.* Флора предгорий Смоленского района // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. статей Гербария им. В. В. Сапожникова / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 1996. Вып. 2. С. 101.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Тимохина С. А.* Род *Ceratocephala* — Рогоглавник // Флора Сибири. *Portulacaceae — Ranunculaceae*. Т. 6. Новосибирск, 1993. С. 159.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Рус. изд. СПб., 1995. 992 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск
E-mail: root@botgard.nsk.su

Получено 7 IV 1999

## SUMMARY

The information on two new for the flora of Siberia species and 10 new or rare for the flora of Altai Territory and Altai Republic is presented.

# ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/.9 (571.6)

© С. А. Шаталова

## ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

S. A. SHATALOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN VASCULAR PLANTS OF THE PRIMORSKY TERRITORY

Приведены числа хромосом для 45 видов из 38 родов (20 семейств).

Ключевые слова: числа хромосом, Приморский край, сосудистые растения.

В целях кариологического изучения флоры побережий и островов Японского моря (в пределах Приморского края) определены числа хромосом у прибрежно-морских видов (*Zostera marina, Scutellaria strigillosa, Koeleria tokiensis, Thermopsis lupinoides, Suaeda heteroptera, Allium spirale, Orostachys iwarenge*) и выходящих на морское побережье, но не являющихся прибрежно-морскими (*Aster ageratoides, Calamagrostis extremiorientalis, Triglochin palustre, Potentilla chinensis, Hierochloë glabra, Carduus crispus*), у видов водных, прибрежно-водных и водно-болотных местообитаний (*Sagittaria trifolia, Calla palustris, Glyceria triflora, Potentilla centigrana, Calamagrostis angustifolia, Poa palustris, Eleocharis ussuriensis, Lycopus lucidus, Senecio cannabifolius, Beckmannia syzigachne, Lobelia sessilifolia, Sanguisorba parviflora, Androsace filiformis, Bidens cernua*), у лесных видов с побережий и островов (*Atractylodes ovata, Phryma asiatica, Kalimeris incisa, Dioscorea nipponica, Rabdosia glaucocalyx, Vicia amurensis, Potentilla cryptotaeniae*) и, наконец, у заносных видов (*Carduus nutans, Veronica anagallis-aquatica* и др.). Первые данные получены для *Eleocharis ussuriensis* (2n = 16). Новое число хромосом (2n = 14) выявлено у *Lobelia sessilifolia*. Ряд видов исследован впервые для российского Дальнего Востока или для Приморского края. Адвентивные виды отмечены значком «+».

### *Alismataceae*

*Sagittaria trifolia* L., **2n = 22**. Приморский край,[1] Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, берег водоема близ фермы, 1997 г., № 7390, С. Шаталова.

### *Alliaceae*

*Allium spirale* Willd. ex Schlecht., **2n = 32**. Партизанский р-н, окр. пос. Авангард, заказник биологической станции «Восток», склон морской террасы в бухте Прибойной, 1997 г., № 7360, Н. Пробатова, С. Шаталова; залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), мыс Ларионова, каменистый склон, 1997 г., № 7432, Н. Пробатова, С. Шаталова.

---

[1] Это указание относится ко всем растениям и поэтому далее не приводится.

## Araceae

*Calla palustris* L., **2n = 36**. Партизанский р-н, окр. с. Душкино, близ поворота на Ливадию, заболоченный берег озера в низине, 1997 г,, № 7318, Н. Пробатова, С. Шаталова.

## Asteraceae

*Aster ageratoides* Turcz., **2n = 18**. Залив Петра Великого: о-в Попова, пролив Старка, склон морской террасы на пути к мысу Дараган, 1997 г., № 7399, Н. Пробатова, С. Шаталова; о-в Елены (близ о-ва Русский), лес на пути к мысу Ларионова, 1997 г., № 7437, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Atractylodes ovata* (Thunb.) DC., **2n = 24**. Партизанский р-н, бухта в 1 км от пос. Анна, опушка леса, 1997 г., № 7349, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Bidens cernua* L., **2n = 24.** Шкотовский р-н, окраина с. Романовка, берег зарастающего пруда, 1997 г., № 7491, С. Шаталова.

*Carduus crispus* L., **2n = 16**. Залив Петра Великого, о-в Русский, берег бухты Новик в 2 км к востоку от пристани Подножье, 1998 г., № 7736, Н. Пробатова.

+ *C. nutans* L., **2n = 16**. Партизанский р-н, окр. пос. Авангард, биологическая станция «Восток», сорное на пустыре у жилых корпусов по берегу залива Восток, 1997 г., № 7363, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Cirsium pendulum* Fisch. ex DC., **2n = 34**. Залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), опушка леса на пути к мысу Ларионова, 1997 г., № 7565, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*C. vlassovianum* Fisch., **2n = 28**. Залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), близ мыса Ларионова, 1997 г., № 7422, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Kalimeris incisa* (Fisch.) DC., **2n = 18**. Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, берег р. Суходол, 1997 г., № 7497, С. Шаталова.

+ *Leontodon autumnalis* L., **2n = 12**. Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, нарушенный луг у водоема, 1997 г., № 7498, С. Шаталова.

*Senecio cannabifolius* Less., **2n = 40**. Партизанский р-н, окр. с. Душкино, близ дороги на Ливадию, заболоченная низина, опушка ивняка, 1997 г., № 7319, Н. Пробатова, С. Шаталова.

## Chenopodiaceae

*Suaeda heteroptera* Kitag., **2n = 18.** Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Совхозная, засоленный приморский луг у берега Амурского залива, 1997 г., № 7614, Е. Неупокоева.

## Crassulaceae

*Orostachys iwarenge* (Makino) Hara, **2n = 24.** Партизанский р-н, окр. пос. Авангард, заказник биологической станции «Восток», склон морской террасы в бухте Прибойной, 1997 г., № 7358, Н. Пробатова, С. Шаталова.

## Cyperaceae

*Eleocharis ussuriensis* Zinserl., **2n = 16.** Залив Петра Великого, о-в Путятина, пос. Шкотово-26, берег водоема, 1997 г., № 7309, С. Шаталова.

## Dioscoreaceae

*Dioscorea nipponica* Makino, **2n = 20.** Залив Петра Великого, о-в Русский, окр. мыса Шигина, 1995 г., № 7238, Э. Рудыка.

## Fabaceae

*Vicia amurensis* Oett., **2n = 12**. Залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), опушка леса на пути к мысу Ларионова, 1997 г., № 7550, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Thermopsis lupinoides* (L.) Link, **2n = 18.** Хасанский р-н, окр. с. Рязановка, берег моря, 1992 г., № 7037, М. Смелик.

## Juncaginaceae

*Triglochin palustre* L., **2n = 24.** Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Совхозная, сырой засоленный приморский луг у берега Амурского залива, 1997 г., № 7620, Е. Неупокоева.

## Lamiaceae

*Agastache rugosa* (Fisch. et C. A. Mey.) O. Kuntze, **2n = 18.** Залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), опушка леса на пути к мысу Ларионова, 1997 г., № 7420, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Leonurus japonicus* Houtt, **2n = 20.** Залив Петра Великого, о-в Попова, на пустыре в пос. Старк, 1997 г., № 7605, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Lycopus lucidus* Turcz. ex Benth., **2n = 22.** Партизанский р-н, окр. с. Душкино близ поворота на Ливадию, болотистый берег озера, среди кочкарника, 1997 г., № 7321, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Rabdosia glaucocalyx* (Maxim.) Probat., **2n = 24.** Партизанский р-н, бухта в 1 км от пос. Анна, опушка леса, 1997 г., № 7350, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Scutellaria strigillosa* Hemsl., **2n = 16.** Залив Петра Великого, о-в Русский, берег бухты Рында, 1992 г., № 6995, М. Смелик.

## Lobeliaceae

*Lobelia sessilifolia* Lamb., **2n = 14.** Партизанский р-н, окр. с. Душкино, болотистый берег озера в низине, близ дороги на Ливадию, 1997 г., № 7351, Н. Пробатова, С. Шаталова.

## Papaveraceae

*Chelidonium asiaticum* (Hara) Krachulkova, **2n = 10.** Залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), сорное у лесной тропы, редко, 1997 г., № 7407, Н. Пробатова, С. Шаталова; Партизанский р-н, залив Восток, биологическая станция «Восток», на пустыре в поселке, 1997 г., № 7361, Н. Пробатова, С. Шаталова; Шкотовский р-н, окр. с. Штыково, 1997 г., № 7488, С. Шаталова.

## Phrymaceae

*Phryma asiatica* (Hara) O. et I. Degener, **2n = 28**. Залив Петра Великого: о-в Попова, окраина пос. Старк, дубняк на склоне, 1997 г., № 7382, Н. Пробатова, С. Шаталова; о-в Елены (близ о-ва Русский), лес, 1997 г., № 7551, Н. Пробатова, С. Шаталова.

### Poaceae

*Beckmannia syzigache* (Steud.) Fern., **2n = 14.** Хасанский р-н, с. Рязановка, сырые участки у дороги, 1992 г., № 7001, М. Смелик.

*Calamagrostis angustifolia* Kom., **2n = 28**. Партизанский р-н, окр. с. Душкино, близ поворота на Ливадию, заболоченный берег озера, 1997 г., № 7323, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*C. extremiorientalis* (Tzvel.) Probat., **2n = 28.** Партизанский р-н, бухта в 1 км от пос. Анна, низкая песчаная морская терраса, 1997 г., № 7347, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., **2n = 20.** Шкотовский р-н, окраина с. Романовка, водоем у фермы, в массе (побеги наплывают на воду), 1997 г., № 7389, С. Шаталова.

*Hierochloë glabra* Trin., **2n = 28.** Партизанский р-н, бухта в 1 км от пос. Анна, песчаные береговые валы, 1997 г., № 7339, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Koeleria tokiensis* Domin, **2n = 14**. Партизанский р-н, окр. пос. Авангард, заказник биологической станции «Восток», скалистый склон морской террасы в бухте Прибойной, 1997 г., № 7356, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Poa palustris* L., **2n = 28.** Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, в воде у берега р. Суходол, 1997 г., № 7508, С. Шаталова.

### Primulaceae

*Androsace filiformis* Retz., **2n = 20.** Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, песчаный берег р. Суходол, 1997 г., № 7327, С. Шаталова.

### Rosaceae

*Potentilla centigrana* Maxim., **2n = 14.** Залив Петра Великого, о-в Попова, окраина пос. Старк, пересыхающее русло лесного ручья, 1997 г., № 7403, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*P. chinensis* Ser., **2n = 14**. Партизанский р-н, бухта в 1 км от пос. Анна, песчаная морская терраса, 1997 г., № 7348, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*P. cryptotaeniae* Maxim., **2n = 14.** Партизанский р-н, окр. с. Душкино близ дороги на Ливадию, у озера, 1997 г., № 7322, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*Sanguisorba officinalis* L., **2n = 28.** Хасанский р-н, окр. с. Рязановка, луг, 1992 г., № 7035, М. Смелик.

*S. parviflora* (Maxim.) Takeda, **2n = 28.** Залив Петра Великого, о-в Елены (близ о-ва Русский), заболоченный луг близ мыса Ларионова, 1997 г., № 7433, Н. Пробатова, С. Шаталова.

*S. tenuifolia* Fisch. ex Link, **2n = 28.** Партизанский р-н, окр. с. Душкино близ поворота на Ливадию, на склоне у озера, 1997 г., № 7331, Н. Пробатова, С. Шаталова.

### Scrophulariaceae

+ *Veronica anagallis-aquatica* L., **2n = 36.** Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, на мелководье у берега р. Суходол, 1997 г., № 7143, С. Шаталова.

## Violaceae

*Viola variegata* Fisch. ex Link, **2n = 24.** Партизанский р-н, окр. пос. Авангард, заказник биологической станции «Восток», склон морской террасы в бухте Прибойной, 1997 г., № 7353, Н. Пробатова, С. Шаталова.

## Zosteraceae

*Zostera marina* L., **2n = 12.** Залив Петра Великого, о-в Путятина, бухта «У дзота», морское дно, на глубине 1.0—1.5 м, 1997 г., № 7317, С. Шаталова.

Документирующие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток).

Автор выражает признательность Э. Г. Рудыка за помощь при обработке материала и определении чисел хромосом, а своему научному руководителю Н. С. Пробатовой — за содействие в сборе материала, идентификации видов и подготовке этого сообщения.

Биолого-почвенный институт
ДВО РАН
Владивосток

Получено 7 XII 1998

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (091)

## А. К. СЫТИН. ПЕТР СИМОН ПАЛЛАС — БОТАНИК. М.: KMK Ltd., 1997. 338 с.

A. I. KUZMICHEV, M V. SHEVERA. *A. SYTIN.* PETER SIMON PALLAS AS A BOTANIST. 1997

Становление и развитие российской науки связано с реформаторской деятельностью Петра I и его последователей. В числе иностранных ученых, приглашенных ими на русскую службу, был подданный Бранденбург-Прусского государства Петр Симон Паллас (1741—1811). В России он сделал блестящую карьеру ученого, внес выдающийся вклад в познание растительных богатств, животного мира и геологии не изученных прежде обширных евразийских просторов Российской Империи. Круг его интересов — флора и фауна, ботаническая и зоологическая систематика, ботаническая и зоологическая география, геология, эволюция и другие отрасли знаний, в развитие которых он внес весомый вклад. Однако литературы научно-биографического плана об этом неординарном ученом было очень мало, и она давала очень поверхностные сведения о его жизни и научных трудах. Недавно вышедшая (скромным тиражом — всего 300 экземпляров) книга восполняет этот пробел, представляя заметное событие в историографии российской ботаники. В этом контексте она заслуживает обсуждения.

Автор книги А. К. Сытин известен в ботанической среде как ботаник-систематик, плодотворно работающий в области истории ботаники. Материал построен в хронологическом порядке. 8 глав книги соответствуют наиболее значительным периодам жизни ученого. В главе 1 описываются детские и студенческие годы, приходящиеся на западноевропейский период жизни. Интересна масса подробностей, раскрывающих атмосферу той эпохи, а также авторские ремарки об учителях и друзьях Палласа.

Паллас родился в 1741 г. в бюргерской семье, где ценились знания и поощрялось стремление к изучению наук. Материальный достаток родителей дал возможность сыну учиться в самых лучших университетах Европы, слушать лекции знаменитых профессоров, много путешествовать. Его путь в науку начался стремительно. 19 лет от роду в Лейденском университете — средоточении научной мысли Европы — он успешно защитил докторскую диссертацию о паразитических червях. Затем снова путешествия, знакомства с людьми, известными и теми, кто еще прославит науку Старого Света. Глава читается с неослабевающим интересом. Автор приводит много интересных деталей жизни и быта ученых бесконечно далекой и одновременно близкой для нас эпохи. Они заслуживают внимания современных ученых и тех, от кого зависит состояние и развитие науки.

В 25 лет Паллас был уже сложившимся ученым. Его сочинения отличались оригинальностью и новизной. Однако в тогдашней Европе ему, по-видимому, было трудно найти достойное место приложения своих сил и способностей. Он нашел его, когда получил приглашение занять вакансию в Петербургской Академии наук. (Первоначальная инициатива поисков кандидатов на вакантные должности исходила от Екатерины II). Начался интенсивный, наполненный глубоким смыслом и содержанием длительный российский период жизни и научной деятельности Палласа, описанию которого посвящены остальные 7 глав книги. Нет смысла пересказывать содержание, книгу надо прочитать.

Массив использованных автором источников впечатляет: это изыскания в отечественных и зарубежных архивах, поездки на родину Палласа в Германию, наконец, историко-научный анализ его сочинений, в том числе и неизданных работ.

Паллас был зачислен в штат Петербургской Академии на вполне конкретную работу — руководителя одного из отрядов Оренбургской «физической» экспедиции Академии наук для изучения Поволжья, Прикаспийской низменности, Башкирии, Урала, Забайкалья. В назначении на подобную должность не было ничего удивительного. Наука в России в те времена, впрочем, как и сейчас, представляла род государственной службы. Тщательность в организации экспедиции, подборе ее участников, на чем специально останавливается автор, вызывает восхищение. Тогда исследователи часто имели несколько специальностей. Не был исключением и Паллас, как это следует из его богатого научного наследия. Приводимые в книге письма или их фрагменты еще полнее раскрывают разносторонний образ ученого. Они дышат непосредственностью и поражают точностью и меткостью описания увиденного. Интересно его личное отношение к современникам. Своим друзьям и единомышленникам он отправлял пространные письма, в которых кроме деловой информации присутствовал личностный момент. Послание к алтайскому геологу и любителю ботаники П. И. Шангину он заканчивает следующими словами: «Прощай. Желаю тебе наилучшего здоровья и прошу, чтобы ты любил меня, как и прежде, и считал в числе самых преданных своих друзей». В век научно-технического прогресса мы почти перестали писать, больше полагаясь на средства электронной связи, потеряв многое из того, что во все времена ценилось научным сообществом, прежде всего роскошь общения.

Паллас был натуралистом в широком смысле слова. Рецензируемая книга написана ботаником, поэтому внимание уделено ботаническим интересам ученого. Читателей несомненно привлекут анализ ботанических работ Палласа с точки зрения современного исследователя, маршруты путешествий, а также многочисленные комментарии и примечания. Автор раскрывает эволюцию интересов Палласа: от натуралиста до крупного и авторитетного ботаника, хотя до конца жизни он отдавал дань зоологии, истории, географии и другим наукам. В книге не обходятся стороной и деликатные для ученого-иностранца поручения русского правительства, связанные с обоснованием расширения территориальных пространств Российской Империи.

Около трети объема книги составляют «Приложения». В «Приложении 1» приводится маршрут первого путешествия Палласа (1768 и 1769 гг.). Особо отмечены locus classicus описанных им видов, пункты, для которых были составлены списки растений. В «Приложении 2» дается перечень видов растений, описанных и изображенных в неопубликованном сочинении «Planta selectae rossicae». Эти сведения особенно актуальны в настоящее время и ценны для систематиков при проведении типификации таксонов, так как известно, что П. С. Паллас является автором новописаний около 300 видов. «Приложение 3» представляет собой словарь латинизированных географических названий пунктов, через которые пролегали маршруты путешествий Палласа. В последнем «Приложении 4» приведены оригинальные (на латинском языке) тексты писем к П. Л. Бурману и упомянутому выше П. И. Шангину.

Книгу завершают библиография ботанических работ Палласа и список использованной автором литературы, содержащий все печатные источники об этом ученом. Она написана хорошим языком, читается легко и с интересом.

История науки как предмет изучения предполагает сочетание в одном исследователе одновременно историка и ученого. Часто этого не происходит. Профессиональному историку трудно быть узким специалистом, например, в ботанике или зоологии, а биологу — профессиональным историком. Создается впечатление, что автор книги этот рубеж преодолел. Он настолько вник в эпоху, в которой жил Паллас, схватив все ее тонкости и нюансы, что порой мыслит ее образами и описывает события тем языком, вводя детали, кажущиеся на первый взгляд излишними. За всем этим — симпатии автора к выдающемуся ученому и глубочайшее уважение к истории русской ботаники.

Книгу украшают портреты ученых, рисунки растений из сочинений и гербария, факсимиле рукописей, писем и гербарных этикеток Палласа и его учеников. В новом издании желательно более полно раскрыть путь молодого Палласа в науку, так как соответствующий материал подан излишне сухо и схематично. Целесообразно также указать locus classicus описанных им растений. Очевидно, стоит надеяться, что в будущем окажется возможным переиздание работ самого Палласа, давно ставших библиографической редкостью.

На наш взгляд, книга о Палласе представляет заметное событие в российской историографии ботаники. Несомненно, ей суждена долгая жизнь.

*© А. И. Кузьмичев, М. В. Шевера*

Институт биологии внутренних вод РАН
Борок Ярославской обл.
Институт ботаники НАН Украины
Киев

Получено 29 VI 1999

# УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 1)

## СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

| | Стр. |
|---|---|
| **Ferula czatkalensis** M. Pimen. **sp. nov.** | 90 |
| **F. fedoroviorum** M. Pimen. **sp. nov.** | 91 |
| **Jurinea kyzylkyrensis** R. Kam. et Tschern. **sp. nov.** | 126 |
| **J. narynensis** R. Kam. et Tschern. **sp. nov.** | 127 |
| Myosotis **sect. Alpestres** (T. N. Pop.) O. Nikiforova **comb. nov.** | 146 |

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL, 2000. VOL. 85. N 1) Page

**Antonov A. S.** An attempt to explain discrepancies in the phylogenies and systems of higher plants suggested by pheno- and genosystematics ... 3

**Akulova Z. V., Kuznetsova T. V., Sokoloff D. D.** On the structure of inflorescences in the genus *Anthyllis* (*Papilionaceae, Loteae*) ... 12

**Kucherov I. B., Tarasevich V. F., Mikhailova E. R.** Vegetation, climate and cultural flora of the north of the Pskov region by the end of I millenium A. D. according to palynological data ... 26

**Rostova N. S.** The variability of correlation systems between morphological characters. 2. Population of the species of the genus *Leucanthemum* (*Asteraceae*) growing in natural and cultural conditions ... 46

COMMUNICATIONS ... 68

**Sedova T. V.** Comparative cytological investigation of unicellular green algae. X. Some peculiarities of mitosis in *Chlamydomonas* of *Pseudagloë*-group (*Chlamydomonadales, Chlorophyta*) ... 68

**Patova E. N., Getzen M. V., Sivkov M. D.** *Nostoc commune* (*Cyanophyta*) in tundras of the Russian Arctic ... 71

**Starodubtsev V. N.** On the karyotype and taxonomic status of the *Pulsatilla integrifolia* (*Ranunculaceae*) ... 80

**Grubov V. I.** Speciation in the *Zygophyllum fabago* s.l. (*Zygophyllaceae*) group and M. G. Popov's views on the role of hybridization in this group ... 85

**Vinogradova V. M.** Type specimens of the *Apiaceae* taxa from the Middle Asia, kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). 4. *Ferula* ... 89

**Malysheva G. S., Malakhovsky P. D.** The influence of fire on dry steppe vegetation ... 96

**Khmelev K. F., Scolsneva L. N.** The state of the populations of *Schivereckia podolica* (*Brassicaceae*) on the limestones of the north of the Central Russian Upland ... 104

**Antonova I. S., Terterjan R. A.** On the structural organization of the *Pinus sylvestris* crown 109

**Ostroumova T. A.** Internet and botanical collections ... 123

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA ... 126

**Kamelin R. V., Tscherneva O. V.** A new species of the genus *Jurinea* (*Asteraceae*) from Middle Asia ... 126

**Imkhanitskaya N. N.** The family *Cucurbitaceae* in the Caucasian flora ... 128

**Nikiforova O. D.** The Siberian species of the sect. *Alpestres* of the genus *Myosotis* (*Boraginaceae*) ... 140

FLORISTIC FINDINGS ... 149

**Studenikina E. Yu.** On some rare plant species of the Biya-Katun watershed within the foothill and low-mountain areas of the Altai ... 149

CHROMOSOME NUMBERS ... 152

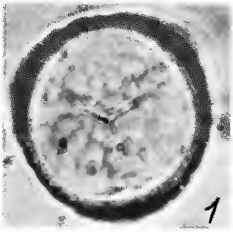
**Shatalova S. A.** Chromosome numbers in vascular plants of the Primorsky territory ... 152

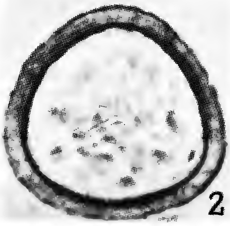
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY ... 157

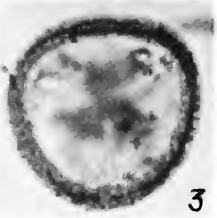
**Kuzmichev A. I., Shevera M. V.** *A. Sytin.* Peter Simon Pallas as a botanist. 1997 ... 157

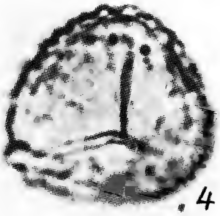
**Index of new plant names** ... 159

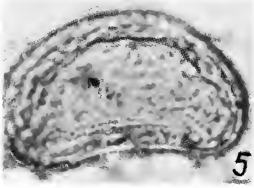
*К ст. И. Б. Кучерова и др., с. 29*

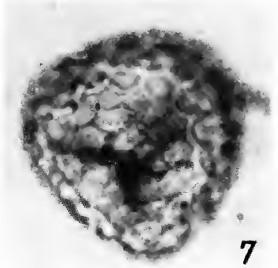

1

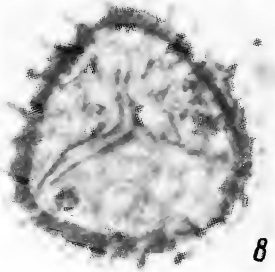

2

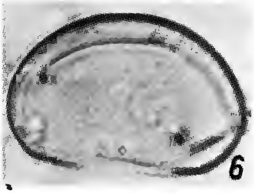

3

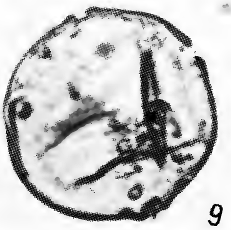

4

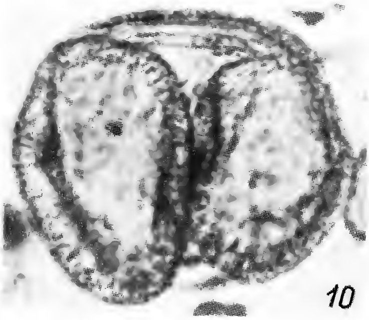

5

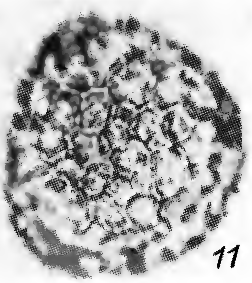

7

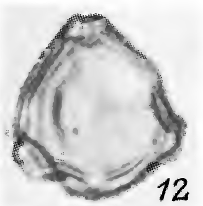

8

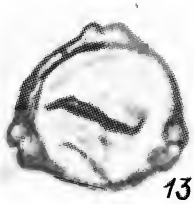

6

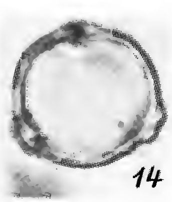

9


10


11


12


13


14

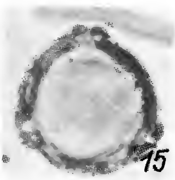

15

Таблица I. Внешний вид пыльцевых зерен и спор (здесь и далее все фотографии с увеличением × 1000).

*1* — ***Sphagnum*** sp. 1 (обр. 2); *2* — ***S.*** sp. 3 (обр. 6); *3* — ***S.*** sp. 2 (обр. 2); *4, 7* — ***Lycopodium*** sp. (обр. 2); *5, 6* — ***Polypodiaceae*** s. l. (*5* — обр. 7, *6* — обр. 2); *8, 11* — ***Lycopodium clavatum*** (обр. 6): *9* — ***Carpinus betulus*** (обр. 1); *10* — ***Pinus sylvestris*** (обр. 2); *12, 13* — ***Betula*** sect. ***Albae*** (*12* — обр. 6, *13* — обр. 4); *14, 15* — ***B.*** cf. ***nana*** (обр. 4).

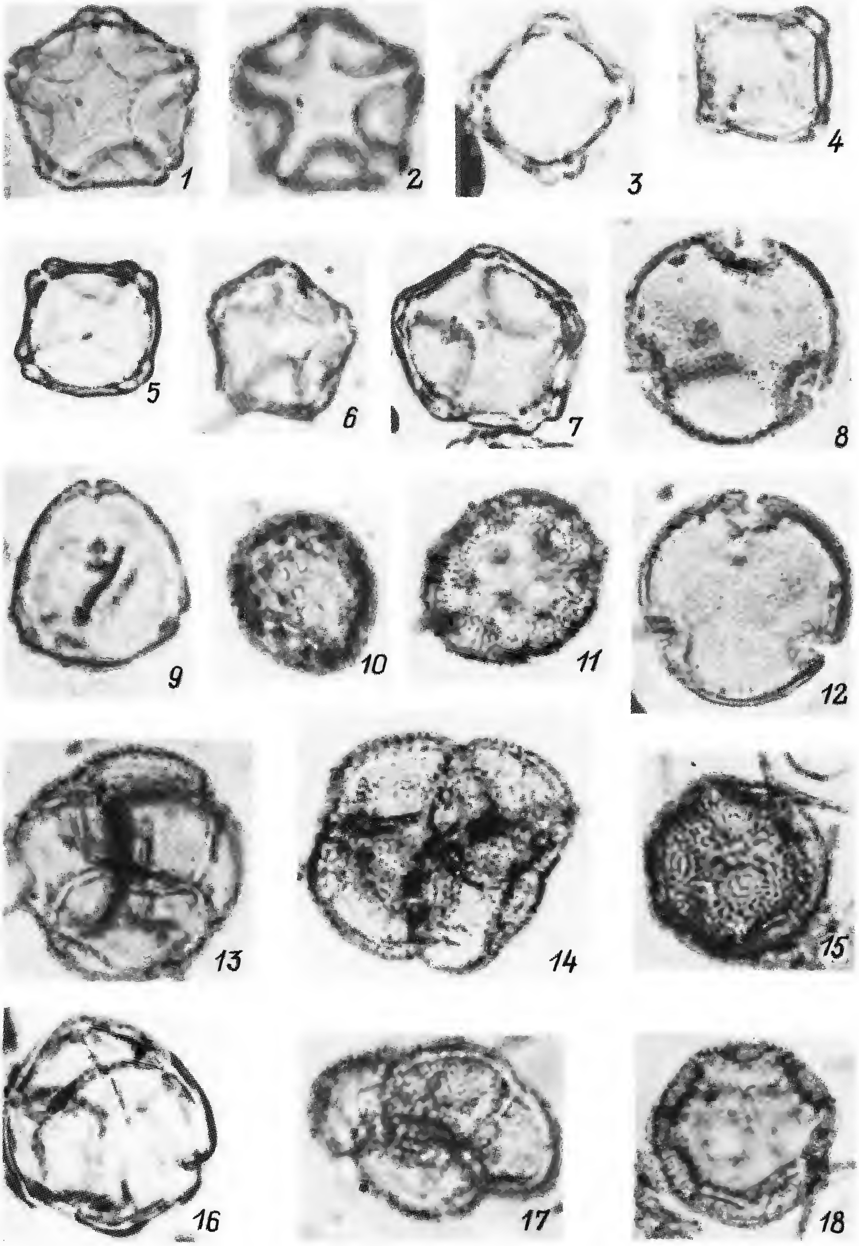


Таблица II. Внешний вид пыльцевых зерен и спор.

*1, 2, 6, 7 — Alnus glutinosa* (*1, 2* — обр. 7; *6* — обр. 3; *7* — обр. 6); *3—5 — A. incana* (*3, 4* — обр. 2; *5* — обр. 3); *8, 12 — Tilia cordata* (*8* — обр. 4, *12* — обр. 2); *9 — Corylus avellana* (обр. 4); *10 — Chenopodium* sp. 1 (обр. 5); *11 — Chenopodium* sp. 2 (обр. 7); *13, 16* — cf. *Calluna vulgaris* (*Ericaceae*) (*13* — обр. 6, *16* — обр. 3); *14, 17 — Typha latifolia* (*14* — обр. 6, *17* — обр. 2); *15, 18 — Silene* sp. (*Caryophyllaceae*) (обр. 6).

*К с. 29*

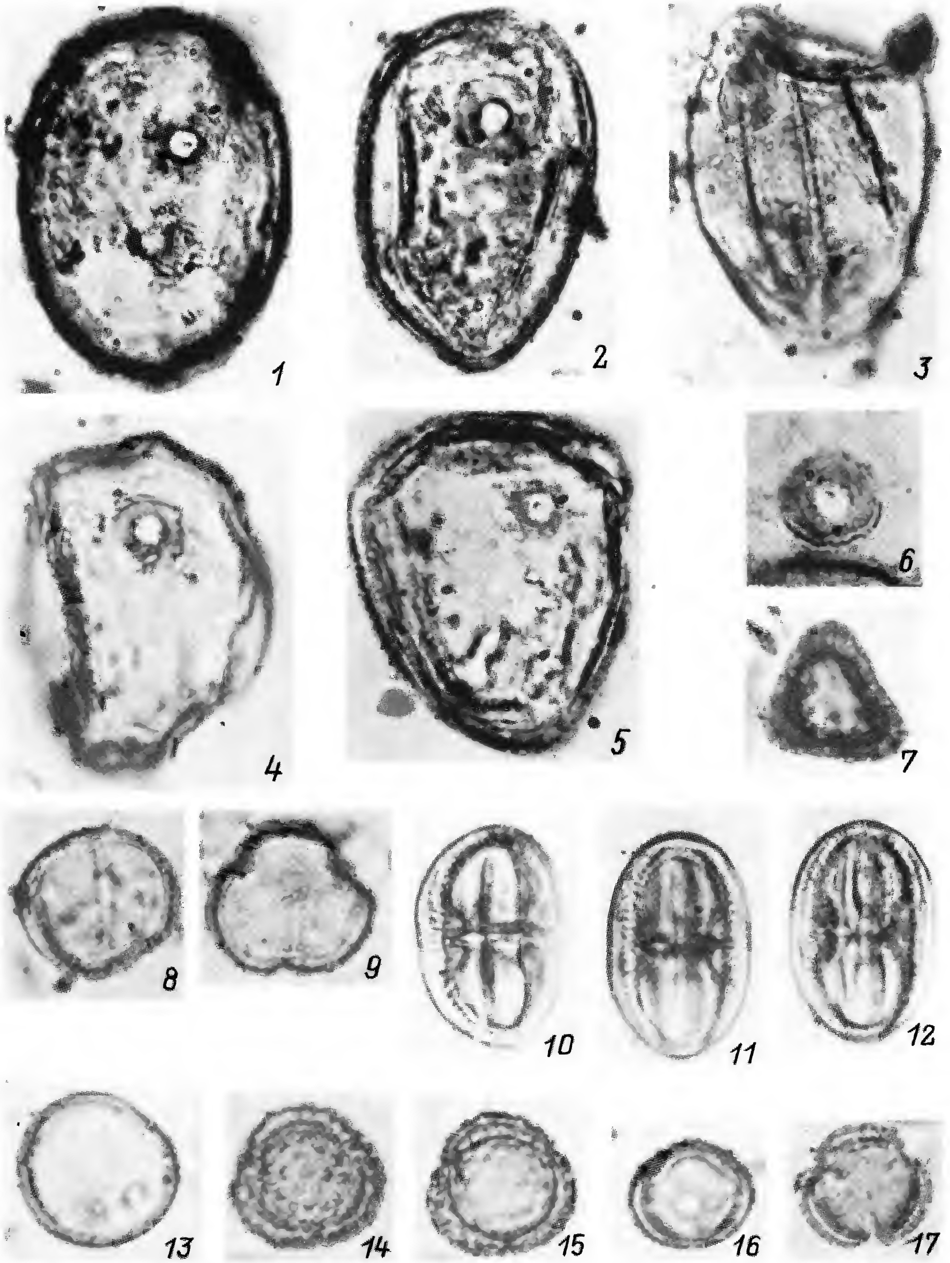


Таблица III. Внешний вид пыльцевых зерен и спор.

*1* — ***Secale cereale*** (обр. 5); *2—4* — ***Hordeum*** sp. (*2* — обр. 4, *3* — обр. 6, *4* — обр. 7); *5* — ***Elytrigia repens*** (обр. 5); *6* — ***Hordeum distichon*** (материал из коллекции ВИР), строение апертуры (дано для сравнения); *7, 10—12* — ***Centaurea cyanus*** (*7* — обр. 4, вид с полюса; *10* — то же, вид с экватора; *11, 12* — обр. 6); *8, 9* — ***Rumex acetosella*** (обр. 4); *13* — cf. ***Avenella flexuosa*** (обр. 3); *14, 15* — ***Asteroideae*** (обр. 7); *16, 17* — ***Artemisia*** sp. (обр. 7).

*К с. 29*

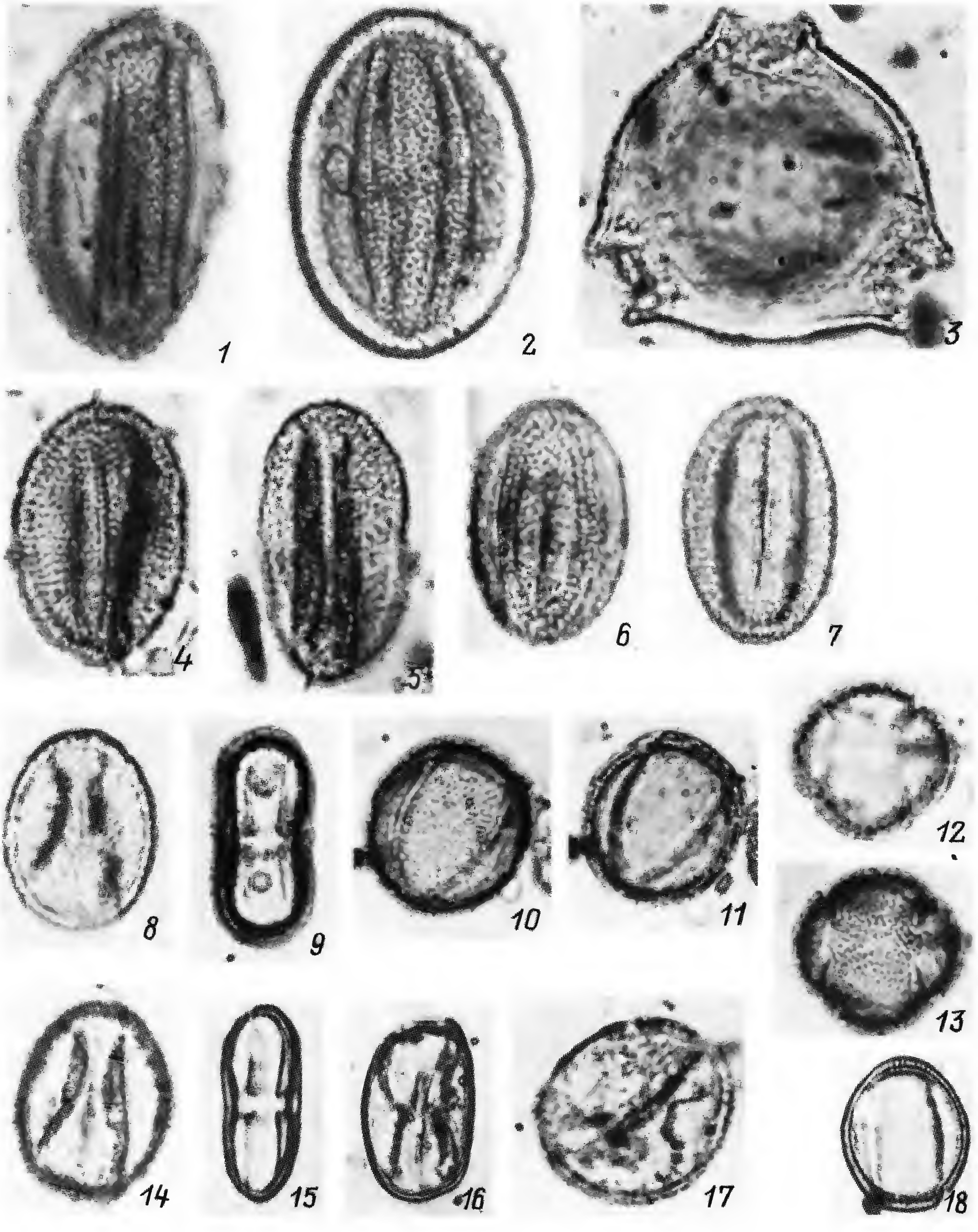


Таблица IV. Внешний вид пыльцевых зерен и спор.

*1* — ***Fagopyrum*** cf. ***esculentum*** (обр. 4); *2* — ***F. esculentum*** (культурный сорт из коллекции БИН РАН, дан для сравнения); *3* — ***Chamaenerion angustifolium*** (обр. 2); *4—7* — ***Fagopyrum*** cf. ***tataricum*** (*4, 5* — обр. 6; *6, 7* — обр. 4); *8, 14* — ***Rosaceae*** (обр. 2); *9, 15* — ***Apiaceae*** (*9* — обр. 6, *15* — обр. 7); *10—13, 18* — ***Ranunculaceae*** (*10—13* — обр. 6, *18* — обр. 3); *16* — ***Fabaceae*** (обр. 3); *17* — ***Plantago*** sp. (обр. 7).

# СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 1) Стр.

**Антонов А. С.** О возможных причинах расхождения взглядов фено- и геносистематиков на филогению и систему высших растений . . . . . . . . 3

**Акулова З. В., Кузнецова Т. В., Соколов Д. Д.** О строении соцветий в роде *Anthyllis* (*Papilionaceae, Loteae*) . . . . . . . . 12

**Кучеров И. Б., Тарасевич В. Ф., Михайлова Е. Р.** Растительность, климат и культурная флора севера Псковской области в конце I тысячелетия н. э. по данным спорово-пыльцевого анализа . . . . . . . . 26

**Ростова Н. С.** Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции видов рода *Leucanthemum* (*Asteraceae*) в природе и в условиях культивирования . . . . . . . . 46

СООБЩЕНИЯ . . . . . . . . 68

**Седова Т. В.** Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. X. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Pseudagloë* (*Chlamydomonadales, Chlorophyta*) . . . . . . . . 68

**Патова Е. Н., Гецен М. В., Сивков М. Д.** *Nostoc commune* (*Cyanophyta*) в тундрах российского сектора Арктики . . . . . . . . 71

**Стародубцев В. Н.** О кариотипе и систематическом положении *Pulsatilla integrifolia* (*Ranunculaceae*) . . . . . . . . 80

**Грубов В. И.** Видообразование в группе *Zygophyllum fabago* s.l. (*Zygophyllaceae*) и гибридизационные воззрения М. Г. Попова . . . . . . . . 85

**Виноградова В. М.** Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 4. *Ferula* 89

**Малышева Г. С., Малаховский П. Д.** Пожары и их влияние на растительность сухих степей . . . . . . . . 96

**Хмелев К. Ф., Скользнева Л. Н.** Состояние популяции *Schivereckia podolica* (*Brassicaceae*) на известняках севера Среднерусской возвышенности . . . . . . . . 104

**Антонова И. С., Тертерян Р. А.** К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) . . . . . . . . 109

**Остроумова Т. А.** Интернет и ботанические коллекции . . . . . . . . 123

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . . . . 126

**Камелин Р. В., Чернева О. В.** Новые виды рода *Jurinea* (*Asteraceae*) из Средней Азии 126

**Имханицкая Н. Н.** Семейство *Cucurbitaceae* во флоре Кавказа . . . . . . . . 128

**Никифорова О. Д.** Сибирские виды секции *Alpestres* рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) . . . 140

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . . . . . . 149

**Студеникина Е. Ю.** О редких видах Бие-Катунского междуречья в пределах предгорий и низкогорий Алтая . . . . . . . . 149

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . . . . . . 152

**Шаталова С. А.** Числа хромосом сосудистых растений Приморского края . . . . . . . . 152

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . . . . . 157

**Кузьмичев А. И., Шевера М. В.** (*Рецензия*). А. К. Сытин. Петр Симон Паллас — ботаник. 1997 . . . . . . . . 157

**Указатель новых названий растений** . . . . . . . . 159

Индекс
70056

ИЗДАТЕЛЬСТВОМ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА ВЫПУСКАЕТСЯ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ТИРАЖ УЧЕБНИКА.

**Ипатов В. С., Кирикова Л. А.**
**ФИТОЦЕНОЛОГИЯ**

ОРИЕНТИРОВОЧНАЯ ЦЕНА — 35 Р. ЗАЯВКИ МОЖНО НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСАМ:

199034 САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, УНИВЕРСИТЕТСКАЯ НАБ. 7/9
УНИВЕРСИТЕТ, БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ Ф-Т, В. С. ИПАТОВУ
E-mail. ipatov@[illegible]s bio pu.ru

195269 САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, УЛ. БРЯНЦЕВА Д. [illegible], КОРП. 2, КВ. 15, Л. А. КИРИКОВОЙ

*Приобрести можно на кафедре геоботаники и экологии растений СПбГУ*

*ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 1. 1—160.*